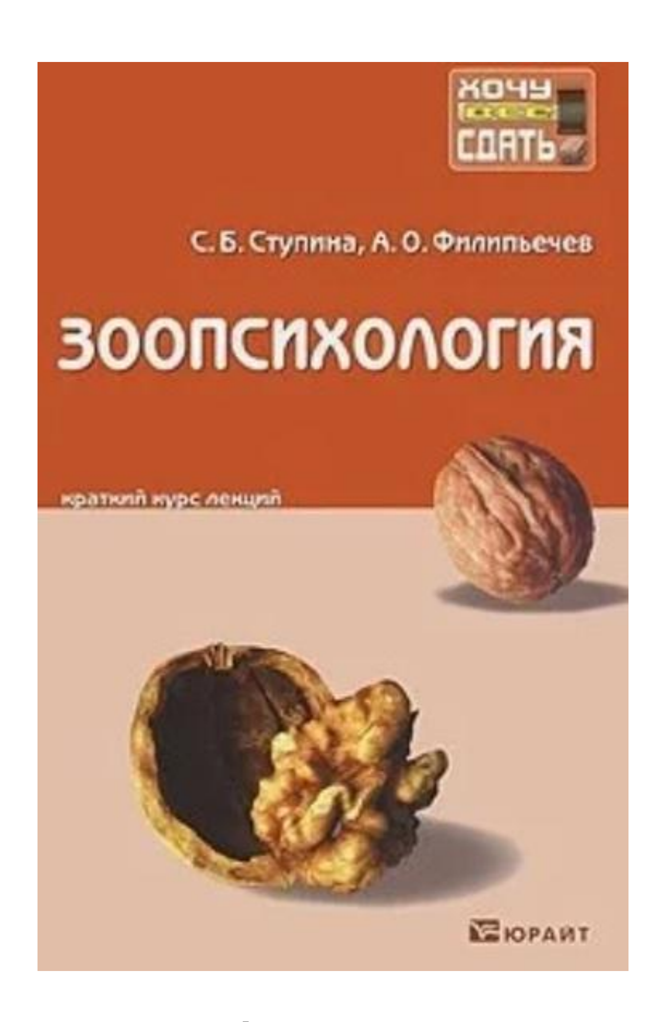
Алексей Филипьечев Светлана Борисовна Ступина Зоопсихология: конспект лекций

litres.ru



Аннотация

Непосредственной сдаче экзамена или зачета по любой учебной дисциплине всегда предшествует достаточно краткий период, когда студент должен сосредоточиться, систематизировать свои знания. Выражаясь компьютерным языком, он должен «вывести информацию из долговременной памяти в оперативную», сделать ее готовой к немедленному и эффективному использованию. Специфика периода подготовки к экзамену или зачету заключается в том, что студент уже ничего не изучает (для этого просто нет времени): он лишь вспоминает и систематизирует изученное.

Предлагаемое пособие поможет студентам в решении именно этой задачи применительно к курсу «Зоопсихология». Содержание и структура пособия соответствует требованиям Государственного стандарта высшего профессионального образования.

Издание предназначено студентам психологических вузов.

Светлана Борисовна Ступина, Алексей Олегович Филипьечев Зоопсихология: конспект лекций

Тема 1 Зоопсихология как наука

1.1. История зоопсихологии

Зоопсихология с античных времен до создания первого эволюционного учения. В настоящее время наука о поведении животных – зоопсихология – переживает период активного развития. Только за последние десять лет появился ряд новых журналов, а также сайтов Интернета, посвященных проблемам зоопсихологии, в периодических изданиях по биологии и психологии публикуются многочисленные статьи, отражающие развитие основных отраслей этой науки.

Изучение поведения животных привлекало внимание ученых на всех стадиях развития человеческого общества. Наука о поведении животных создавалась и развивалась учеными, которые придерживались порой диаметрально противоположных взглядов на природу одних и тех же явлений. Наверное, в способе изучения этих явлений, в их истолковании отразились все существующие философские системы, а также религиозные воззрения.

Традиционно принято разделять историю зоопсихологии на два периода: 1) до создания Ч. Дарвином эволюционного учения в 1859 г.; 2) период после Дарвина. К последнему периоду часто применяют еще термин «научная зоопсихология», подчеркивая тем самым, что до развития эволюционного учения эта наука не имела под собой серьезной базы и потому не могла считаться самостоятельной. Тем не менее многих видных ученых древности и Средневековья можно с полным правом причислить к зоопсихологам.

Одним из основных вопросов, который занимал умы исследователей античности, был вопрос о том, существует ли различие между сложной деятельностью животных и разумной деятельностью человека. Именно по поводу этого вопроса и происходили первые столкновения философских школ. Так, древнегреческий философ **Эпикур** (341–270 до н. э.) и его последователи, особенно римский поэт, философ и ученый **Лукреций** (V в до н. э., главный труд «О природе вещей»), утверждали, что животное, так же как и человек, обладает душой, но при этом со всей определенностью отстаивали положение о материальности такой «души». Сам Лукреций неоднократно говорил, что целесообразные действия животных являются результатом своеобразного естественного отбора, так как выживать в меняющихся условиях могут лишь животные, обладающие полезными для организма свойствами.

В противоположность взглядам материалистов древнегреческие философы **Сократ** (470–399 до н. э.) и **Платон** (427–347 до н. э.) рассматривали душу как божественное явление, не связанное с телом. По утверждениям Платона, душа заметно старше тела, и души человека и животных различны, так как душа человека обладает чисто мыслительной силой. Животным же присуща только низшая форма души – побуждение, влечение. Позднее на основе этого мировоззрения были сформированы первые представления об инстинктах. Большинство современных ученых-зоопсихологов склоняются к мысли, что само представление об инстинкте родилось на основе идеалистического противопоставления души человека и животного.

Первым естествоиспытателем среди философов древности по праву можно назвать древнегреческого ученого и философа **Аристотеля** (485–423 до н. э., трактат «О душе»). Его взгляды на проблемы души у человека и животных заметно отличались от взглядов предшественников. Человеку Аристотель приписал бессмертную «разумную душу» – воплощение божественного духа. По мнению Аристотеля, только душа оживляет тленную

материю (тело), но лишь тело способно к чувственным впечатлениям и влечениям. В отличие от человека, наделенного разумом, способностью к познанию и свободной волей, у животных имеется лишь смертная «чувственная душа». Однако Аристотель делал оговорку для млекопитающих, считая, что всем животным с красной кровью и рождающим живых детенышей присущи те же пять чувств, что и человеку. В течение всей жизни поведение животных направлено на самосохранение и продолжение рода, мотивируется же оно желаниями и влечениями, ощущениями удовольствия или боли. Но среди прочих животных, считал Аристотель, присутствуют и животные разумные, ведь разум выражен у различных животных в разной степени. Разумные животные, кроме общих черт поведения, присущих животным в целом, способны к пониманию цели любого своего действия.

Уникальность учения Аристотеля состоит также и в том, что при изучении поведения животных он опирался на конкретные наблюдения. У муравьев, изучением которых он занимался долгие годы, ученый подметил зависимость их активности от внешних факторов, в частности от освещения. Он указал на способность к научению у целого ряда млекопитающих и птиц друг у друга, описал случаи звукового общения животных, особенно в период размножения. Кроме того, Аристотель впервые стал проводить эксперименты над живыми объектами, пытаясь лучше понять все тонкости поведения животных. Например, он подметил, что после удаления птенцов от родителей они научаются петь иначе, чем последние, и отсюда выводил заключение, что способность к пению не является приобретенным природным даром, а возникает только в процессе обучения.

Аристотель впервые начал разделять врожденные и приобретенные компоненты поведения. Он отмечал у многих животных способность к индивидуальному научению и запоминанию выученного, которой придавал большое значение.

Учение Аристотеля нашло продолжение и дальнейшее развитие в учениях стоиков, хотя в некоторых отношениях здесь обнаруживаются и существенные расхождения. Стоики, в частности древнегреческий философ **Хризипп** (280–206 до н. э.), впервые дают определение инстинкта. Инстинкт понимается ими как прирожденное, целеустремленное влечение, направляющее движения животного на приятное, полезное и уводящее его от вредного и опасного. Показательны были опыты с утятами, высиженными курицей, которые тем не менее в момент опасности старались скрыться в воде. В качестве других примеров инстинктивного поведения Хризипп ссылался на гнездостроение и заботу о потомстве у птиц, постройку сот у пчел, умение паука ткать паутину. По мнению стоиков, все эти действия животные совершают бессознательно, так как разума у них просто-напросто нет. Инстинктивные действия животные осуществляют без понимания смысла своей деятельности, на основе чисто врожденных знаний. Особенно показательно, по мнению стоиков, то, что одни и те же действия выполнялись всеми животными одного и того же вида одинаково.

Таким образом, уже в трудах античных мыслителей затрагивались основные проблемы поведения животных: обсуждались вопросы врожденного и благоприобретаемого поведения, инстинкта и научения, а также роль внешних и внутренних факторов психической активности животных. Как ни странно, наиболее точные концепции рождались на стыке двух диаметрально противоположных направлений философии, таких как материалистическое и идеалистическое понимание сущности психической деятельности. Учения Аристотеля, Платона, Сократа и других мыслителей античности во многом опередили время, заложив фундамент для зоопсихологии как самостоятельной науки, хотя до ее истинного рождения было еще очень далеко.

Зоопсихология в XVIII–XIX вв. Следующие значимые исследования в области зоопсихологии были сделаны только после тысячелетнего перерыва, когда во времена Средневековья началось возрождение научного творчества, но только в XVIII в. предпринимаются первые попытки изучения поведения животных на прочном фундаменте достоверных фактов, получаемых в результате наблюдений и экспериментов. Именно в это время появились многочисленные труды выдающихся ученых, философов и натуралистов,

оказавшие большое влияние на дальнейшее изучение психической деятельности животных.

Одним из первых зоопсихологов по праву можно считать французского философа-материалиста, врача по образованию **Ж.-О. Ламеттри** (1709–1751) взгляды которого в дальнейшем оказали большое влияние на научное творчество Ж-Б. Ламарка. По мнению Ламеттри, инстинкты представляют собой совокупность движений, выполняемых животными вынужденно, вне зависимости от размышлений и опыта. Ламеттри полагал, что инстинкты направлены в первую очередь на выживание вида и имеют строгую биологическую приспособленность. Он не останавливался на изучении инстинктивной деятельности тех или иных видов животных, а старался проводить параллели, сопоставляя психические способности разных млекопитающих, а также птиц, рыб, насекомых. В итоге Ламеттри пришел к выводу о постепенном увеличении психических способностей от более простых существ к более сложноорганизованным и поставил на вершину этой своеобразной эволюционной лестницы человека.

В середине XVIII в. увидел свет «Трактат о животных» французского философа и педагога **Э.Б. Кондильяка** (1715–1780). В этом трактате ученый специально рассматривал вопрос о происхождении инстинктов животных. Заметив сходство инстинктивных действий с действиями, которые выполняются по привычке, Кондильяк пришел к выводу, что инстинкты произошли из разумных действий путем постепенного выключения сознания. Таким образом, по его мнению, в основе любого инстинкта лежит разумная деятельность, которая за счет постоянных упражнений вошла в привычку, а уж затем превратилась в инстинкт.

Подобная точка зрения на теорию инстинктов вызвала жаркие споры. Одним из ярых противников Кондильяка был французский биолог **Ш.Ж. Леруа.** В работе «Философские письма об уме и способности животных к совершенствованию» (1802), увидевшей свет на 20 лет позже главного труда Кондильяка, он выдвинул задачу изучения происхождения разума от инстинкта животных в результате повторяющегося действия ощущения и упражнения памяти. В основе трактата Леруа лежали многолетние полевые исследования. Будучи увлеченным ученым-натуралистом, он настойчиво доказывал, что психическая деятельность животных и особенно их инстинкты могут быть познаны лишь при наличии всесторонних знаний об их естественном поведении и с учетом их образа жизни.

Одновременно с Леруа изучением инстинктов животных занимался другой великий французский натуралист **Ж.Л. Бюффон** (1707–1788, «Histoire naturelle des animaux», 1855). Положив в основу своих исследований опыты полевой работы, Бюффон впервые смог правильно растолковать результаты проведенных исследований, избежав антропоморфных толкований поведения. Ученые-антропоморфисты пытались объяснить поведение животных, наделяя их чисто человеческими качествами. По их мнению, животные могут испытывать любовь, ненависть, стыд, ревность и другие подобные качества. Бюффон доказал, что это не так и что многим поступкам животных нельзя подобрать адекватные «человеческие» объяснения. Согласно учению Бюффонаживотным, в частности млекопитающим, с которыми в основном и работал натуралист, свойственны разные формы психической деятельности, например ощущения и привычки, но не понимание смысла своих действий. Кроме того, животные, по мнению Бюффона, способны общаться, но их язык выражает лишь чувственные переживания. Бюффон настаивал на связи воздействий окружающей среды с внутренним состоянием животного, видя в этом определяющий фактор его поведения. Он заострил внимание на том факте, что психические качества животного, его способности к научению играют такую же, если не более важную, роль в выживании вида, как и качества физические. Все концепции Бюффона, построенные на реальных фактах, вошли в созданную им единую систему естествознания и стали основой будущей науки о поведении и психике животных. В своих поздних трактатах Бюффон утверждал, что сложные действия животных являются результатом сочетания врожденных природных функций, доставляющих животному удовольствие, и привычек. Эта концепция, в основу которой были положены многочисленные полевые наблюдения и опыты, во многом предвосхитила развитие

зоопсихологии, дав пищу для ума будущим исследователям.

Дальнейшее становление зоопсихологии как науки тесно связано с другим направлением биологии – теорией эволюционного учения. Актуальной задачей биологов стало выявление того, какие черты передаются в поведении по наследству, а какие формируется в результате воздействия среды, какой признак является всеобщим, видовым, а какой – индивидуально приобретаемым, а также каково значение разных компонентов поведения животных в процессе эволюции, где проходит грань между человеком и животным. Если до этого времени в связи с господством в биологии метафизических взглядов инстинкты животных представлялись пребывающими в неизменном состоянии с момента их возникновения, то теперь, основываясь на эволюционных теориях, можно было объяснить происхождение инстинктов и на конкретных примерах показать их изменчивость.

Первое эволюционное учение было предложено в начале XIX в. французским натуралистом **Ж.-Б. Ламарком** (1744–1829, «Философия зоологии»). Это учение еще не было целостным, законченным исследованием и во многом проигрывало более поздним концепциям Ч. Дарвина, но именно оно послужило новым толчком для дальнейшего развития зоопсихологии. Ламарк положил в основу своей эволюционной концепции представление о направляющем действии психического фактора. Он полагал, что внешняя среда действует на животный организм опосредованно, путем изменения поведения животного. В результате этого воздействия возникают новые потребности, которые в свою очередь влекут за собой изменения в строении организма путем большего упражнения одних и неупражнения других органов. Таким образом, по мнению Ламарка, любое физическое изменение базируется в первую очередь на поведении, т. е. он вслед за Э.Б. Кондильяком определял психическую деятельность как основу самого существования животного.

Ламарк доказывал, что даже самые сложные проявления психической деятельности развились из более простых и должны изучаться именно в сравнительно-эволюционном плане. Тем не менее он был строгим материалистом и отрицал наличие какого-либо особого духовного начала, не связанного с физическим строением животного и не поддающегося естественно-научному изучению. Все психические явления, по мнению Ламарка, теснейшим образом связаны с материальными структурами и процессами, и поэтому эти явления познаваемы опытным путем. Особое значение Ламарк придавал связи психики с нервной системой. По мнению многих ученых-психологов, именно Ламарк заложил основы сравнительной психологии, сопоставляя строение нервной системы животных с характером их психической деятельности на разных уровнях филогенеза.

Ламарк дал и одно из первых определений инстинкта, которое долгое время считалось классическим: «Инстинкт животных – это наклонность, влекущая (животное. – *Авт.),* вызываемая ощущениями на основе возникших в силу их потребностей и понуждающая к выполнению действий без всякого участия мысли, без всякого участия воли».[1]

Ламарк утверждал, что инстинктивное поведение животных изменчиво и тесно связано с окружающей средой. По его представлениям, инстинкты возникли в процессе эволюции в результате длительных воздействий на организм определенных агентов среды. Эти направленные действия привели к совершенствованию всей организации животного через формирование полезных привычек, которые закрепились в результате многократного повторения. Ламарк говорил о наследовании привычек, причем зачастую даже привычек, приобретенных в рамках одного поколения, так как никто еще не мог дать точный ответ, сколько нужно времени, чтобы под воздействием тех или иных упражнений у животного сформировался тот или иной инстинкт. Но одновременно Ламарк утверждал, что многие инстинкты крайне живучи и будут передаваться из поколения в поколение, пока в жизни популяции не произойдет какого-либо кардинального изменения. Ламарк видел в инстинктах животных не проявления какой-то таинственной сверхъестественной силы, таящейся в

[1] Ламарк Ж.Б. Философия зоологии. Т. 2. М.; Л., 1937.

организме, а естественные реакции последнего на воздействия среды, сформировавшиеся в процессе эволюции. При этом и инстинктивные действия также несут ярко выраженный приспособительный характер, поскольку постепенно закреплялись именно выгодные организму компоненты поведения. Однако и сами инстинкты рассматривались Ламарком как изменчивые свойства животного. Тем самым взгляды Ламарка выгодно отличаются от встречающихся до наших дней воззрений на инстинкт как на воплощение неких сугубо спонтанных внутренних сил, изначально обладающих целесообразной направленностью действия.

Несмотря на многочисленные недостатки и ошибки теория Ламарка представляет собой вполне законченный труд, который в дальнейшем послужил основой для крупнейших исследований психики человека и животных, выполненных как последователями Ламарка, так и его антагонистами. Трудно переоценить роль этого великого естествоиспытателя как основоположника материалистического изучения психической деятельности животных и развития их психики в процессе эволюции. Он во многом опередил свое время и заложил основы для дальнейшего изучения эволюции психической деятельности, продолженной через некоторое время Чарльзом Дарвином.

Развитие зоопсихологии и эволюционное учение Ч. Дарвина. Развитие зоопсихологии как науки невозможно представить без концепций эволюционного учения, разработанного Ч. Дарвином (1809–1882). Только после признания учения Дарвина в естествознании прочно утвердилась мысль о единой закономерности развития в живой природе, о непрерывности органического мира. Эволюции психической деятельности человека и животных Дарвин уделял особое внимание. Так, для своего основного труда «Происхождение видов» (1859) он написал отдельную главу «Инстинкт», в это же время увидели свет фундаментальный труд «Выражение эмоций у человека и животных» (1872), серия отдельных статей о поведении животных.

Дарвин использовал сопоставление инстинктов у животных и человека, пытаясь на базе этого сопоставления доказать общность их происхождения. Он первым среди ученых-биологов отделял разумные действия, связанные с опытом отдельных особей, от инстинктивных действий, передаваемых по наследству. Хотя Дарвин и избегал давать развернутое определение инстинктам, он все же подчеркивал, что инстинкт – это такое действие, которое выполняется без получения предварительного опыта и одинаково многими особями для достижения единой цели. Сравнивая инстинкт с привычкой, Дарвин говорил: «Было бы большой ошибкой думать, что значительное число инстинктов может зародиться из привычки одного поколения и быть наследственно передано последующим поколениям».[2]

Дарвин подчеркивал большую роль естественного отбора в формировании инстинктов, отмечая, что во время этого процесса происходит накопление изменений, выгодных для вида, которое продолжается до возникновения новой формы инстинктивного поведения. Кроме того, базируясь на изучении внешних проявлений эмоционального состояния человека, он создал первое сравнительное описание инстинктов, свойственных как животным, так и человеку. Хотя постоянное сопоставление чувств человека и животных со стороны выглядит как антропоморфизм, для Дарвина оно являлось признанием общности биологических основ поведения животных и человека и предоставляло возможность изучения их эволюции.

В своих исследованиях Дарвин уделял мало внимания индивидуальному научению, так как не признавал его существенного значения для исторического процесса становления инстинктивного поведения. При этом в своих работах он часто ссылался на высокоразвитые инстинкты рабочих особей муравьев и пчел, не способных к размножению и, следовательно, к передаче потомству накопленного опыта.

В трудах «Происхождение видов», «Выражение эмоций у человека и животных»

---

[2] Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1952.

Дарвин дал обоснованное естественно-научное объяснение целесообразности инстинктов животных. Он классифицировал инстинкты так же, как и классифицировал системы органов животного, подчеркивая, что естественный отбор сохраняет полезные изменения врожденного поведения и упраздняет вредные. Это происходит потому, что любые изменения поведения связаны с морфологическими изменениями в нервной системе и органах чувств. Именно эти особенности строения нервной системы, например изменения в строении коры головного мозга, передаются по наследству и подвергаются изменчивости вместе с другими морфологическими признаками. Целесообразность инстинктов, по мнению Дарвина, является результатом естественного отбора.

Дарвин говорил в своих работах и об иерархии инстинктов. Он полагал, что в процессе эволюции отдельные участки мозга, отвечающие за инстинкт, утратили способность отвечать на внешнее раздражение однообразно, т. е. инстинктивно, и у таких организмов проявляются более сложные формы поведения. Инстинктивные действия, по Дарвину, в большей степени господствуют у животных, находящихся на нижних ступенях эволюционной лестницы, и развитие инстинктов напрямую зависит от филогенетического ранга животного.

Как показали более поздние исследования, такая трактовка Дарвина не вполне корректна, а подразделение психической деятельности на однообразные и изменчивые компоненты весьма условна, поскольку в более сложных формах поведения любые элементы поведения выступают в комплексе. Соответственно, на каждом филогенетическом уровне эти элементы достигнут одинаковой степени развития. Но для того чтобы разобраться в этом, потребовалось не одно десятилетие. А само учение Дарвина является знаковым в развитии зоопсихологии: впервые на основе огромного количества фактического материала было доказано, что психическая деятельность животных подчиняется тем же естественно-историческим закономерностям, что и все другие проявления их жизнедеятельности.

Эволюционное учение Дарвина было положительно воспринято многими крупными учеными того времени: немецким биологом **Э. Геккелем** (1834–1919), английским биологом и педагогом **Т.Г. Гексли** (1825–1895), немецким физиологом, психологом и философом **В. Вундтом** (1832–1920), английским философом и социологом **Г. Спенсером** (1820–1903). Взгляды Дарвина на инстинкт как на врожденную форму поведения были поддержаны американским генетиком **Т.Х. Морганом** (1866–1945), Д. **Роменсом** (1848–1894, «Ум животных», 1888) и многими другими исследователями, которые в своих работах продолжали развивать эту теорию.

Зоопсихология в России. Одним из крупных российских эволюционистов, работавших над учением об инстинкте одновременно с Ч. Дарвином, был профессор Московского университета **К.Ф. Рулье** (1814–1858). Он был одним из первых российских ученых, выступавших против представлений о сверхъестественной природе инстинкта. Рулье доказывал, что инстинкты являются неотъемлемой частью жизнедеятельности животных и их следует изучать наравне с анатомией, экологией и физиологией. Рулье особенно подчеркивал взаимосвязь инстинктов со средой обитания животных, он считал, что их возникновение и развитие тесно связано с другими проявлениями жизнедеятельности, поэтому изучение инстинктов невозможно без комплексного исследования всех основных ее проявлений.

Зарождение инстинктов, их дальнейшее развитие, по мнению Рулье, было подчинено общей биологической закономерности и являлось результатом материальных процессов, воздействия внешнего мира на организм. Он полагал, что инстинкт – это выработанная условиями жизни конкретная реакция на проявления среды, которая сформировалась за многолетнюю историю вида. Основными факторами происхождения инстинктов, по Рулье, являются наследственность, изменчивость и повышение уровня организации животного в историческом процессе. Рулье также считал, что инстинкты высокоразвитых животных могут изменяться в процессе получения нового опыта. Он особенно подчеркивал изменчивость инстинктов наравне с телесными качествами животных: «Подобно тому, как

скот вырождается, как качества легавой собаки, неупражняемой, глохнут, таки потребность отлета для птиц, почему-либо долгое время не отлетавших, может утратиться: домашние гуси и утки сделались оседлыми, между тем как их дикие родичи – постоянно отлетные птицы. Лишь изредка отбившийся от дома домашний селезень во время сидения его подруги на яйцах начинает дичать, взлетывать и прибиваться к диким уткам; лишь изредка такой одичавший селезень отлетает осенью с своими родичами в теплую страну и следующею весной опять покажется на дворе, где вывелся».[3]

В качестве примера сложного инстинкта, изменяющегося на протяжении всей жизни животного, Рулье приводил перелеты птиц. Вначале птицы летят только в силу инстинктивных процессов, которые они усвоили еще от родителей, и, ориентируясь на взрослых особей в стае, улетают еще до наступления холодов, но постепенно, накапливая знания, уже сами могут вести за собой птиц, выбирают лучшие, наиболее спокойные и кормные места перелета.

Следует особо отметить, что Рулье каждый пример использования инстинкта старался наполнить конкретным содержанием, он никогда не употреблял этот термин голословно, без приложения научных доказательств, чем зачастую грешили ученые того времени. Эти доказательства он получал во время многочисленных полевых исследований, а также экспериментов, в которых делал упор на выявление роли и взаимодействия факторов среды и физиологических процессов. Именно благодаря такому подходу труды Рулье заняли ведущее место среди работ естествоиспытателей середины XIX в.

Дальнейшие работы по изучению инстинктов, послужившие формированию зоопсихологии как науки, относятся к началу XX в. Именно в это время увидел свет фундаментальный труд русского зоолога и психолога **В.А. Вагнера** (1849–1934, «Биологические основания сравнительной психологии», 1910–1913). Автор, основываясь на огромном количестве материала, полученного как в полевых условиях, так и в многочисленных экспериментах, дал глубокий анализ проблеме инстинкта и научения. Эксперименты Вагнера затрагивали как позвоночных, так и беспозвоночных животных, что позволило ему сделать выводы о возникновении и развитии инстинктов в разных филогенетических группах. Он пришел к выводу, что инстинктивное поведение животных возникло в результате естественного отбора под воздействием внешней среды и что инстинкты нельзя считать неизменными. По Вагнеру, инстинктивная деятельность – это развивающаяся пластическая деятельность, подверженная изменениям под действием внешних факторов среды.

В качестве иллюстрации изменчивости инстинкта Вагнер приводил свои опыты с гнездостроением у ласточек и плетением ловчих сетей у пауков. Детально изучив эти процессы, ученый пришел к выводу, что, хотя инстинктивное поведение и подвержено изменениям, все инстинктивные действия происходят в четких видотипических рамках, стабильными в пределах вида являются не сами инстинктивные действия, а радиус их изменчивости.

В последующие десятилетия многие российские ученые проводили исследования изменчивости инстинктивного поведения животных и его связи с научением. Например, российский физиолог, ученик И.П. Павлова **Л.А. Орбели** (1882–1958) занимался анализом пластичности поведения животных в зависимости от степени их зрелорождения. Российский орнитолог **А.Н. Промптов** (1898–1948), изучавший поведение высших позвоночных (птиц и млекопитающих), выделил в их инстинктивных действиях целостные условно-рефлекторные компоненты, формирующиеся в процессе онтогенеза, т. е. индивидуального развития особи. Именно эти компоненты, по Промптову, обусловливают пластичность инстинктивного поведения (подробнее об этом см. 2.1, с. 27). А взаимодействие врожденных компонентов поведения с приобретенными на их основе в течение жизни условными рефлексами дает

---

[3] Рулье К.Ф. Избранные биологические произведения. М., 1954.

видотипичные особенности поведения, которое Промптов назвал «видовым стереотипом поведения».

Гипотезу Промптова поддержала и развила его коллега, российский орнитолог **Е.В. Лукина.** В результате опытов с птицами отряда воробьинообразных она доказала, что молодые самки, гнездящиеся впервые в жизни, строят гнезда, характерные для своего вида. Но этот стереотип может нарушаться, если условия среды нетипичны. Например, серая мухоловка, которая обычно строит гнезда в полудуплах, за отставшей корой, в случае отсутствия укрытий подобного рода может построить гнездо и на горизонтальной ветке, и даже на земле. Здесь модификация инстинкта гнездостроения прослеживается в отношении местоположения гнезда. Модификации могут наблюдаться и в замене гнездостроительного материала. Например, птицы, обитающие в крупных городах, в качестве гнездостроительного могут использовать совсем не обычный материал: вату, трамвайные билеты, веревки, марлю.

Сотрудники лаборатории польского зоопсихолога Р.И. Войтусяка К. Громыш и М. Берестынской-Вильчек проводили исследования пластичности строительной деятельности насекомых. Первые результаты исследований были опубликованы в 1960-х гг. Их объектами выступали гусеницы вида *Psyche viciella,* у которых изучали процесс постройки чехлика, и вида *Autispila stachjanella,* у которых исследовали пластичность инстинктивного поведения при устройстве ходов в листьях и коконах. В результате многочисленных экспериментов ученые обнаружили огромную адаптивную изменчивость инстинктивных действий, особенно при починке сооружений этих насекомых. Оказалось, что при починке домиков инстинктивные действия гусениц могут существенно различаться в зависимости от изменений условий среды.

Исследования Промптова, несмотря на их научную значимость, не давали объективного понимания такого сложного процесса, как инстинктивная деятельность животных. Промптов был, безусловно, прав, когда подчеркивал значение слияния врожденных и приобретаемых компонентов во всех формах поведения, но он считал, что пластичность инстинкта обеспечивается лишь отдельными компонентами поведенческого акта. На самом деле, как отмечал еще Вагнер, здесь мы имеем дело с разными по величине и значению категориями инстинктивного поведения. В данном случае наблюдается изменение врожденных компонентов, которое проявляется в индивидуальной изменчивости поведения, типичного для вида, и видоизменение в экстремальных условиях инстинктивного поведения. Кроме того, имеют место и приобретаемые и поэтому наиболее разнообразные формы поведения, в которых главенствующую роль уже играют разные формы научения, тесно переплетающиеся с врожденными компонентами поведения. Все это подробно описал в своих трудах Вагнер, аопыты Промптова лишь проиллюстрировали сложность и неоднозначность формирования и развития инстинктивного поведения у животных.

Другим крупным советским зоопсихологом начала XX в. был академик **А.Н. Северцов** (1866–1936). В работах «Эволюция и психика» (1922) и «Главные направления эволюционного процесса» (1925) он глубоко проанализировал принципиальное различие изменчивости инстинктивного и приобретенного поведения (подробнее об этом см. 2.1, с. 28).

В 1940—1960-х гг. зоопсихология наряду с генетикой в нашей стране была объявлена лженаукой: закрывались многочисленные лаборатории, ученые подвергались массовым репрессиям. Только с середины 1960-х гг. началось ее постепенное возрождение. Связано оно в первую очередь с именами таких крупных зоопсихологов, как **Н.Н. Ладыгина-Котс** (1889–1963) и ее ученик **К.Э. Фабри** (1923–1990), который разработал курс лекций по зоопсихологии и этологии для факультета психологии МГУ. Основная тематика работ Фабри связана с изучением онтогенеза поведения и психики животных, эволюции психики, психической деятельности приматов, этологических и биопсихологических предпосылок антропогенеза. Фабри является автором первого и по настоящее время практически непревзойденного учебника по зоопсихологии, который с 1976 г. выдержал уже три

переиздания. Именно благодаря К. Фабри на русский язык были переведены многочисленные работы по зоопсихологии и этологии, в том числе и классические работы К. Лоренца и Н. Тинбергена – основателей современной этологии.

В 1977 г. на базе факультета психологии МГУ была организована небольшая лаборатория зоопсихологии. В настоящее время на факультете защищено несколько диссертаций, посвященных ориентировочно-исследовательской деятельности животных, исследованию мотивации игр животных, сравнительному анализу манипуляционной активности разных видов млекопитающих, онтогенезу интеллекта антропоидов (человекообразных обезьян). Проводятся классические исследования, посвященные антропогенезу и эволюции психики человекообразных обезьян и человека. Ведутся и исследования прикладного характера, начало которым положил еще К. Фабри. Это, например, ставшее уже классическим исследование психологии рыб, которое впервые позволило изменить традиционное отношение к рыбе – объекту промысла. Данное исследование показало, что рыбы являются животными, обладающими достаточно высоким уровнем развития перцептивной психики, и способными тонко адаптироваться к условиям промысла.

На факультете продолжается педагогическая деятельность, выпускаются учебники и хрестоматии – практически единственные учебные пособия по зоопсихологии в нашей стране.

1.2. Предмет, задачи, методы и значение зоопсихологии

Зоопсихология – наука, занимающаяся изучением психической деятельности животных во всех ее проявлениях. *Предмет* зоопсихологии можно определить как предмет науки о проявлениях, закономерностях и эволюции психического отражения на уровне животного, о происхождении и развитии в онто– и филогенезе психических процессов у животных и о предпосылках и предыстории человеческого сознания. Кроме того, предметом зоопсихологии является происхождение и развитие психической деятельности у животных, а как следствие этого – предпосылки возникновения и развития человеческого сознания.

Объектом зоопсихологии является поведение животных. Кроме зоопсихологии, поведение животных изучают и другие науки, например этология, нейрофизиология, физиология высшей нервной деятельности, бионика. Под *поведением животных* понимается совокупность проявлений внешней, преимущественно двигательной активности животного, направленной на установление жизненно необходимых связей организма со средой. Ученый-зоопсихолог изучает весь комплекс проявлений поведения и психической деятельности животного, рассматривая процесс психического отражения как продукт его внешней активности. При изучении этого процесса он никогда не ограничивается только поведением животного, стараясь рассмотреть весь психический аспект возникновения и развития именно этого типа поведения.

Рассматривая объект зоопсихологических исследований – поведение животных, следует указать на то, что зоопсихология в отличие от классической психологии, где всего один объект исследований – человек, имеет огромное количество объектов, число которых до сих пор достоверно неизвестно. Ежегодно в мире описываются сотни новых видов животных. Каждый вид имеет свои биологические, а следовательно, и психические особенности, поэтому для создания более или менее полной базы зоопсихологических данных надо тщательно исследовать хотя бы по одному представителю семейства, а в лучшем случае – и рода. Однако современные зоопсихологи весьма далеки от этой цели, так как обстоятельно и достоверно изучены только несколько десятков видов насекомых, рыб, птиц и млекопитающих, а о поведении подавляющего большинства видов имеются лишь обрывочные сведения. В современной психологии термин «животное» можно употреблять только в сравнительно-психологическом понимании, когда речь идет о низких уровнях

организации психики в целом.

Следует более подробно остановиться на понятиях, которыми часто оперируют зоопсихологи, а именно: психика, поведение и психическая деятельность животных.

Психика зарождается только на определенном этапе развития органического мира и является высшей формой отражения объективной реальности. Выражается психика в способности высокоорганизованных живых существ отражать своим состоянием окружающий мир. Возникновение психики напрямую связано с появлением животной формы жизни, так как при изменении условий жизнедеятельности появилась потребность качественно нового отражения объективной действительности. Психика позволяет живому организму соотносить свою активность с компонентами среды, поэтому для обеспечения нормальной жизнедеятельности в меняющихся условиях среды у подавляющего большинства животных появился единый центр контроля нервной деятельности организма – головной мозг.

Психика животных тесно связана с *поведением,* под которым понимаются все проявления внешней (двигательной) активности, направленные на установление связей с окружающей средой. Психическое отражение осуществляется на основе этой активности в ходе воздействий животного на окружающий мир. Отражаются не только компоненты среды, но и само поведение животного, а также изменения в окружающей среде, произведенные в результате этого воздействия. В психике высших позвоночных наиболее полноценное и глубокое отражение окружающих предметов совершается именно в результате их изменений под воздействием поведенческих актов животного. Как писал К. Фабри, «справедливо считать психику функцией животного организма, состоящей в отражении предметов и явлений окружающего мира в ходе и результате направленной на этот мир активности, т. е. поведения. Внешняя активность и ее отражение, поведение и психика составляют неразрывное органическое единство и могут лишь условно расчленяться для научного анализа. Как показал еще И.М. Сеченов, психика зарождается и умирает с движением, поведением».[4]

Поведение – первопричина психического отражения, но хотя психика и является производной поведения, именно она, корректируясь, направляет внешнюю активность организма в нужное русло взаимодействия со средой обитания. Адекватно отражая окружающий мир с помощью психики, животное приобретает возможность ориентироваться в нем, строить свои отношения с компонентами среды.

Единство психики и поведения обычно выражают понятием *«психическая деятельность».* Вот что писал по этому поводу К. Фабри: «Под психической деятельностью животных мы понимаем весь комплекс проявлений поведения и психики, единый процесс психического отражения как продукт внешней активности животного. Такое понимание психической деятельности, неразрывного единства психики и поведения животных открывает перед зоопсихологией путь к истинному познанию их психических процессов и к плодотворному изучению путей и закономерностей эволюции психики. Поэтому, учитывая примат поведения в психическом отражении, мы будем при обсуждении отдельных аспектов психической деятельности животных исходить прежде всего из анализа их двигательной активности в конкретных условиях их жизни».[5]

Именно появление поведения вместе с животной формой жизни обусловило переход от неопосредованной (допсихической) внешней активности к психическому отражению, т. е. активности, опосредованной отражением предметной деятельности. Поле деятельности зоопсихолога находится на стыке допсихического и психического отражения, на уровне первых проявлений чувствительности, выраженных у наиболее примитивных организмов.

---

[4] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

[5] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

Далее, исследуя психическую деятельность животных, находящихся на разных ступенях эволюции, зоопсихолог доходит до рубежа человеческого сознания. Психика человека по сравнению с психикой животных представляет собой качественно иную категорию, связанную с психикой животных генетически. Хотя в поведении человека продолжают играть важную роль общие с животными биологические факторы, на его сущность значительное влияние оказывают также общественно-трудовая деятельность, членораздельная речь и некоторые другие факторы, отсутствующие у животных.

Одновременно с психологическим изучением поведения животных довольно широко, особенно в последние десятилетия, изучаются его общебиологические основы и закономерности. Наука, изучающая эти явления, называется *этологией.* Ученых-этологов поведение животных интересует в первую очередь как фактор их приспособления к условиям среды в ходе индивидуального развития и в процессе эволюции. Кроме того, этологи пытаются выявить закономерности изменения поведения в ходе филогенеза и зарождения новых форм поведения. Таким образом, этологи в первую очередь обращают внимание на биологические корни поведения и его адаптивное значение в процессе эволюции. Зоопсихология и этология дополняют друг друга: первая наука изучает психические аспекты поведения животных, вторая – биологические. Эти два аспекта невозможно разделить, поскольку психика животных является необходимым компонентом как онтогенеза, так и филогенеза, регулирующим отношения организма со средой.

Весьма существенны связи зоопсихологи с нейрофизиологией и физиологией высшей нервной деятельности. В отличие от зоопсихолога физиолог изучает не само психическое отражение, а процессы в организме, обусловливающие его возникновение. При изучении поведения физиолог в первую очередь обращает внимание на функции нервной системы, в частности головного мозга, основная его задача – изучение деятельности систем и органов, участвующих в поведении животного как целостного организма.

Основные методы зоопсихологических исследований. Психологический анализ поведения животного осуществляется зоопсихологом во время подробного изучения движений подопытного животного в процессе решения конкретных задач. Задачи следует подбирать таким образом, чтобы по движениям животного можно было наиболее точно судить о конкретном психическом качестве. Нельзя забывать и о физиологическом состоянии животного, условиях проведения опыта, а также о любых внешних факторах, способных исказить чистоту эксперимента. Необходимо также использовать непосредственные наблюдения за поведением животных в естественных условиях. В этом случае важно проследить изменения, наступающие в поведении животного при тех или иных изменениях в окружающей среде, что позволяет судить како внешних причинах психической деятельности, так и о приспособительных функциях последней.

При изучение поведения животных крайне важно также проводить количественные оценки как внешних факторов среды, так и поведения животных. Необходим и учет биологической адекватности условий проведения опыта и применяемой методики. Как правило, для проведения экспериментов с тем или иным видом животных подбирается определенная методика. В противном случае, если опыт проводится без учета специфических особенностей биологии изучаемого вида и естественного поведения в экспериментальной среде, результаты, полученные в процессе работы, могут не соответствовать действительности.

Методы зоопсихологических исследований разнообразны, но все они в целом сводятся к постановке перед животными определенных задач. Большинство из этих методов разработаны еще в начале XX в., и с тех пор с успехом применяются в большинстве зоопсихологических лабораторий.

Метод лабиринта. Основная задача для животного – найти путь к цели, которая непосредственно им не воспринимается. Конечной целью может служить как пищевая приманка, так и убежище, половой партнер. В случае заметного отклонения от цели может применяться наказание животного. Самый простой лабиринт имеет вид Т-образного

коридора или трубки. При правильном выборе поворота животное получает награду, при неправильном повороте – наказывается. Более сложные лабиринты складываются из различных комбинаций Т-образных элементов и тупиков, заход в которые расценивается как ошибки животного. Результаты животного оцениваются по числу совершенных им ошибок и скорости достижения конечной цели. Метод лабиринта весьма популярен в зоопсихологических исследованиях. С его помощью можно изучать как вопросы, связанные со способностью животногокнаучению, такипроблемы пространственной ориентации, в частности роль кожно-мышечной и других форм чувствительности, памяти, формирование чувственных обобщений и многие другие.

Другой не менее популярный метод зоопсихологических исследований получил название *метод обходного пути.* Здесь для достижения цели животному необходимо обойти одну или несколько преград. В отличие от метода лабиринта конечная цель непосредственно воспринимается объектом на протяжении всего пути. При оценке учитываются скорость и траектория движения животного при обхождении преграды. Известный российский зоопсихолог Л.В. Крушинский (1911–1984, «Формирование поведения животных в норме и патологии», 1960; «Биологические основы рассудочной деятельности», 1979; «Проблемы поведения животных», 1993) немного модернизировал данный метод и с успехом использовал его при изучении способности разных видов животных к экстраполяции (см. следующие разделы).

Метод дифференцировочной дрессировки направлен на выявление способности животного к различению нескольких объектов или признаков. Правильный выбор вознаграждается, в случае ошибки применяется наказание. Постепенно уменьшая различия между объектами, можно выявить пределы их дифференцировки теми или иными животными. С помощью этого метода можно получить сведения, характеризующие особенности зрения у животных изучаемого вида. Данный метод применяют для изучения процессов формирования навыков, памяти, способности к общению. В последнем случае, увеличивая различия последовательно предъявляемых объектов, выявляют способность животного ориентироваться по отдельным общим признакам этих объектов.

Метод выбора на образец – одна из разновидностей вышеописанного метода. Животному предлагается сделать выбор среди различных объектов, ориентируясь на определенный образец. Правильный выбор вознаграждается. Метод используется для изучения сенсорной сферы животных.

Метод проблемного ящика (проблемной клетки). В процессе эксперимента животное должно с помощью различных приспособлений (рычаги, запоры, педали, щеколды и т. п.) выйти из закрытой клетки или, напротив, проникнуть в нее. Иногда применяются запертые шкатулки, внутри которых лежит лакомство: животному предлагается извлечь его, отперев замки. Эксперимент можно усложнить – в этом случае запоры открываются в строгой последовательности, которую животное должно выучить. С помощью этого метода исследуются сложные формы научения и моторные элементы интеллектуального поведения животных. Чаще всего он используется при изучении поведения животных с развитыми хватательными конечностями, например крыс, обезьян, енотов. Эксперименты служат в первую очередь для выявления высших психических способностей животных.

В ряде экспериментов изучается применение животными (особенно обезьянами) разных типов орудия. Например, с помощью палки животное должно подтянуть к себе лакомство, отодвинуть недоступную задвижку, привести в действие какой-либо механизм. В ряде экспериментов с человекообразными обезьянами используются ящики и другие предметы, из которых они должны соорудить «пирамиды», чтобы достать высоко подвешенный плод. И в этом случае наибольшее значение имеет анализ структуры предметной деятельности животного в ходе решения задачи.

Кроме этого, в зоопсихологических исследованиях применяется анализ обычного манипулирования различными предметами, не подкрепляемый никакой наградой. Изучение такого поведения позволяет делать выводы об игровом поведении животных,

ориентировочно-исследовательской деятельности, способностях к анализу и синтезу и некоторых других факторах, позволяющих пролить свет на ранние стадии эволюции человека.

Значение зоопсихологии. Данные, полученные в ходе зоопсихологических исследований, важны для решения коренных проблем психологии, в частности для выявления корней психологической деятельности человека, закономерностей происхождения и развития его сознания. В детской психологии зоопсихологические исследования помогают выявить биологические основы психики ребенка, ее генетические корни. Зоопсихология вносит свой вклад и в педагогическую психологию, ибо общение детей с животными имеет большое воспитательное и познавательное значение. В результате такого общения устанавливаются сложный психический контакт и взаимодействие между обоими партнерами, что может быть эффективно использовано для умственного и нравственного воспитания детей.

В медицинской практике исследование расстройств психической деятельности животных помогает изучать и лечить нервные и психические болезни людей. Применяются данные зоопсихологии и в сельском хозяйстве, звероводстве, охотничьем хозяйстве. Благодаря зоопсихологическим исследованиям становится возможным подготовить эти отрасли ко все возрастающему воздействию человека на естественную среду. Так, в звероводстве с помощью данных о поведении животных можно уменьшить стресс животных при содержании в клетках и загонах, увеличить продуктивность, компенсировать различные неблагоприятные условия.

Данные зоопсихологии необходимы и в антропологии, особенно при решении проблемы происхождения человека. Изучение поведения высших приматов, данные о высших психических функциях животных крайне важны для выяснения биологических предпосылок и основ антропогенеза, а также для изучения предыстории человечества и зарождения трудовой деятельности, общественной жизни и членораздельной речи.

Тема 2
Инстинкт

2.1. Понятие инстинкта. Современные представления об инстинкте

История изучения инстинктивного поведения насчитывает несколько веков, однако до сих пор не выработано четкого, однозначного и всеми принимаемого определения инстинкта.

Еще со времен работ Ч. Дарвина под инстинктивным поведением понимают ту часть поведения животных, которая видотипична и закреплена наследственно. Одной из первых попыток дать точное толкование понятия «инстинкт» было определение немецкого зоолога Г.Э. Циглера («Инстинкт», 1914). Он выделил пять пунктов, по которым «инстинктивное» поведение отличается от «рассудочного».

Инстинктивное поведение:

• наследственно закреплено;

• для его развития не требуется дополнительного обучения;

• одинаково у всех особей данного вида, т. е. видотипично;

• оптимально соответствует организации животного, его физиологии;

• оптимально приспособлено к естественным условиям жизни животных данного вида, зачастую связано даже с циклическими изменениями условий существования.

Данное определение инстинкта имеет свои недостатки, например в нем не учитывается возможная вариабельность инстинктивного поведения.

Знаменитый русский физиолог **И.П. Павлов** (1849–1936, «Условные рефлексы:

исследование физиологической деятельности коры больших полушарий головного мозга», 1925), один из создателей рефлекторной теории, предложил считать понятия *рефлекса* и *инстинкта* тождественными. В этом случае инстинктивному поведению соответствует безусловный рефлекс. Это представление значительно сузило понятие инстинкта, однако было очень удобно для изучения приобретенных компонентов поведения, высшей нервной деятельности.

Голландский ученый **Н. Тинберген** (1907–1988) определил инстинкт как «иерархически организованный нервный механизм, который отвечает на определенные предлагаемые и разрешающие импульсы (внешние и внутренние) полностью координированными, жизненно важными и свойственными виду движениями».[6]

Тинберген создал иерархическую теорию инстинкта, с которой мы ознакомимся позже.

Советский физиолог **А.Д. Слоним** дает такое определение: «Инстинкт – совокупность двигательных актов и сложных форм поведения, свойственных животному данного вида, возникающих на раздражения из внешней и внутренней среды организма и протекающих на фоне высокой возбудимости нервных центров, связанных с осуществлением этих актов. Эта высокая возбудимость является результатом определенных изменений в нервной и гормональной системах организма, результатом изменений в обмене веществ».[7]

Слоним обратил внимание на то, что в процессе жизнедеятельности организма инстинкты могут появляться и исчезать. Например, инстинктивное поведение, связанное с сосательным рефлексом у детенышей млекопитающих, со временем исчезает, но зато появляются инстинкты, касающиеся размножения и гнездостроительной деятельности. А.Д. Слоним указывает на постоянство как основное свойство инстинктивного поведения. По его мнению, незначительные индивидуальные различия не могут опровергать это свойство, а являются лишь колебаниями в его проявлении.

Пластичность инстинктивного поведения. Этот вопрос является в зоопсихологии одним из ключевых. Для понимания поведенческих реакций животного важно выяснить, является ли врожденное поведение постоянным или оно может быть подвержено модификациям. В настоящее время ученые пришли к выводу, что отдельные инстинктивные действия не передаются по наследству, генетически закреплены лишь рамки, в пределах которых происходит развитие инстинктивных реакций.

В разработку этой проблемы неоценимый вклад внес российский биолог и психолог **В.А. Вагнер** (1849–1934). В книге «Биологические основания сравнительной психологии» (1913–1919) он пришел к выводу, что инстинктивное поведение развивается под влиянием внешних воздействий среды, поэтому оно никак не может быть неизменно. Это пластичная и лабильная система, которая развивается под влиянием естественного отбора. Стабильными же являются только видотипичные рамки, которые определяют амплитуду изменчивости инстинкта.

Впоследствии другие ученые продолжили разработку вопросов вариабельности инстинктивного поведения. Так, Л.А. Орбели выявил зависимость степени пластичности поведения животных от зрелорождения.

А.Н. Промптов указал на то, что пластичным инстинктивное поведение делают приобретенные в течение жизни индивидуальные условно-рефлекторные компоненты. Как уже говорилось выше, Промптов ввел понятие «видовой стереотип поведения», т. е. особенности поведения, типичные для данного вида. Они образованы совокупностью врожденных видотипических инстинктивных реакций и приобретенных на их основе в онтогенезе условных рефлексов. Эти представления А.Н. Промптова были проиллюстрированы наблюдениями Е.В. Лукиной за гнездостроительной деятельностью (см.

---

[6] Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969.

[7] Слоним А.Д. Инстинкт. Загадки врожденного поведения организмов. Л., 1967.

тема 1.1, с. 16).

Представления Промптова о соединении врожденных и приобретенных компонентов в поведении животных очень важны для правильного понимания проблемы инстинктивного поведения. Однако согласно этим представлениям сами инстинктивные действия не подвергаются вариациям, их изменчивость обеспечивается лишь приобретенными компонентами.

В настоящее время считается, что инстинктивное поведение подвержено изменениям в пределах наследственно закрепленной нормы реагирования. Эти рамки являются видотипичными, за их пределами инстинктивное поведение в нормальных условиях меняться не может. В то же время в экстремальных условиях, выходящих за рамки нормы реагирования, большую роль играет индивидуальный опыт животного. Он позволяет инстинктивному поведению достаточно сильно измениться. Кроме того, в дополнение к весьма консервативным врожденным механизмам существует вариабельный компонент поведения.

А.Н. Северцов в своих трудах дал анализ изменчивости инстинктивного и приобретаемого компонента поведения. Северцов показал, что у млекопитающих приспособление к изменениям во внешней среде осуществляется двумя способами: через изменение организации, т. е. строения и функций тела, и через изменение поведения. Изменения организации позволяют приспособиться только к медленным изменениям среды, потому что требуют большого промежутка времени. Изменения же поведения не требуют перестройки структуры и функционирования тела животного, поэтому совершаются с достаточно большой скоростью. Такие изменения возникают из-за приобретенных, индивидуальных форм поведения и позволяют животному адаптироваться к резким изменениям среды. При этом наибольшего успеха достигнут животные, которые могут быстро выработать пластичные навыки, поведение которых гибко, а психические способности достаточно высоки. С этим Северцов связывает происходящее в эволюции прогрессивное развитие головного мозга позвоночных.

По Северцову, инстинктивное поведение недостаточно изменчиво, поэтому его значение в эволюции примерно сопоставимо с изменениями строения тела животного. Изменения врожденного поведения также могут позволить животному приспособиться к медленным изменениям среды. Однако роль таких изменений ни в коем случае нельзя недооценивать.

По мнению Северцова, «инстинкты – суть приспособления видовые, полезные для вида в такой же степени, как и те или другие морфологические признаки, и столь же постоянные».

Способность к научению, по Северцову, зависит от наследственной высоты психической организации. Действия в этом случае не являются инстинктивно закрепленными. А в инстинктивном поведении наследственно закреплены и действие, и уровень психической организации. Иными словами, инстинктивное поведение – это врожденная программа действий, которая реализуется в ходе накопления индивидуального опыта.

Таким образом, инстинктивное, врожденное, поведение животных определяется генетически закрепленной программой действий, которая реализуется в ходе приобретения индивидуального опыта. Инстинктивное поведение должно быть достаточно неизменно и стереотипно, потому что оно касается жизненно важных для животного функций. Если бы инстинкт зависел от условий, в которых происходит развитие каждого представителя вида, отдельные особи не смогли бы воспользоваться видовым опытом. Небольшая пластичность инстинктивного поведения рассчитана лишь на экстремальные изменения условий. Способность выжить во всех прочих изменяющихся условиях существования обеспечивается приобретенными компонентами поведения, процессами научения. Данные процессы позволяют адаптировать достаточно жестко закрепленную врожденную программу поведения к конкретным условиям среды. При всех этих изменениях сама наследственная программа должна оставаться неизменной, чтобы обеспечить выполнение жизненно важных

функций.

2.2. Инстинкт как основа формирования поведения животных

Любой поведенческий акт представляет собой совокупность взаимосвязанных компонентов: *инстинкта* и *научения.* Они не могут определять поведение животного отдельно друг от друга. В каждый момент какой-то один компонент преобладает, но в чистом виде они не существуют. Разделение инстинкта и научения в поведенческих реакциях достаточно условно, поэтому зачастую трудноосуществимо, хотя каждый из этих компонентов имеет свои особенности.

Инстинктивное поведение может быть разделено на ряд *инстинктивных действий,* или *инстинктивных актов,* которые, в свою очередь, складываются из *инстинктивных движений* (отдельные позы, звуки и т. д.).

Инстинктивный компонент поведения определяет как само функционирование органов животного, так и ориентацию этого функционирования во времени и пространстве. Таким образом, наследственно закреплено не только то, как будут употребляться эти органы, но и когда и в каком направлении.

Научение как пластичный компонент поведения не может изменить функционирование органов, но может повлиять на ориентацию их функций. Например, животное, которое не имеет гибких пальцев, нельзя обучить держать стакан. У него нет для этого морфологических и функциональных предпосылок, оно может выполнять только те действия, для которых приспособлены его органы. Однако дрессировкой (т. е. искусственным научением) можно заставить животное использовать его конечности в определенное время определенным образом. Главное, чтобы сам способ использования конечностей был для этого животного естественным. Следовательно, научение может влиять на ориентацию функций животного во времени и пространстве, но сами функции определяются инстинктивными движениями.

Таким образом, процесс жизнедеятельности организма основывается на инстинктивных реакциях, а элементы научения достраиваются на их основе. Врожденные реакции обеспечивают все жизненно необходимые функции, процесс обмена веществ, а также такие важные стороны жизни животного, как размножение и уход за потомством. Развитие психического компонента поведения животных необходимо в процессе эволюции для того, чтобы приспособить инстинктивные реакции к условиям среды, обеспечить адаптацию животного к этим условиям. Наследственные поведенческие реакции не могут учесть всего многообразия условий, с которыми столкнется каждый представитель вида. Кроме того, инстинктивное поведение включает в себя основные механизмы регулировки функционирования и его ориентацию в пространстве и во времени, а процесс научения дополняет эту регулировку и ориентацию.

2.3. Внутренние и внешние факторы. Структура инстинктивного поведения

Внутренние факторы инстинктивного поведения. На протяжении длительного времени считалось, что научение определяется внешними факторами, а инстинктивное поведение – исключительно внутренними факторами, причем природа этих факторов была неизвестна. Поиск, уточнение внутренних факторов инстинктивного поведения позволили бы ответить на вопрос, что же определяет мотивацию поведения.

Внутренние факторы, бесспорно, оказывают влияние на инстинктивное поведение животных. В середине XX в. американский биолог П. Уит проводил опыты с пауками, в ходе которых изучал плетение паутины при попадании в организм животного разных химических

веществ. Нужное вещество наносилось в виде капли непосредственно на паутину или вводилось при помощи шприца в попавшуюся жертву. Каждое вещество стимулировало паука плести паутину определенного вида, сама же реакция плетения паутины является у паука наследственной. Так, кофеин заставлял пауков плести бесформенную паутину из беспорядочно спутанных нитей, паук при этом испытывал подобие невроза. При поступлении в организм первитина паук становился очень беспокойным и не сплетал паутину целиком. Хлоргидрат вызывал у паука оцепенение, и он не доплетал паутину. А лизергиновая кислота способствовала повышению концентрации внимания на плетении, и паук сплетал паутину очень тщательно и ровно, при этом ее качество превосходило естественное.

Внутренняя среда организма постоянна, разнообразные процессы регуляции направлены на поддержание физико-химического состава среды. Она постоянно обновляется, однако все ее параметры поддерживаются на определенном уровне за счет саморегуляции, что обеспечивает протекание всех биохимических реакций. Особенность внутренних процессов животного организма состоит в том, что они часто протекают в форме ритмов. В 1930-е гг. советский зоопсихолог В.М. Боровский выдвинул предположение о том, что именно отклонения этих внутренних ритмов организма от нормы являются первичной мотивацией поведенческих реакций. В определенных условиях внутренняя согласованность физиологических ритмов нарушается, и прежнее равновесие в новых условиях не обеспечивает нормальное функционирование организма. Возникает внутреннее побуждение, направленное на восстановление внутреннего равновесия, т. е. появляется потребность. Инстинктивное поведение в этом случае будет направлено на удовлетворение этой потребности.

Важнейшими источниками внутренних стимулов инстинктивного поведения являются гормоны и рецепторы. Известно, что половые гормоны и гормоны гипофиза стимулируют целый ряд форм поведения, связанных с размножением, – драки между самцами за самку и за территорию, охрана гнезда, брачные игры.

Для внутренней мотивации большое значение имеют прежде всего ритмические процессы, которые происходят в центральной нервной системе. Ритмическая активность ее стволовой части у позвоночных животных и брюшных нервных структур у беспозвоночных обеспечивает ориентацию поведения во времени. Известно существование у животных так называемых *«биологических часов»* – автономных колебательных процессов, которые осуществляют регуляцию всех ритмов жизнедеятельности организма. «Биологические часы» определяют колебания внешней активности поведения животных, все действия, которые повторяются с определенной цикличностью. Они как бы закладывают основу инстинктивного поведения животного, а факторы среды вносят в эти ритмы свои коррективы. Изменения могут быть связаны с действием разнообразных внешних стимулов (слуховых, зрительных и др.), а также могут зависеть от общего физиологического состояния животного в данный момент. Чаще всего в поведении животных отмечаются *циркадные,* или *суточные,* ритмы, период которых равен суткам.

Интересно отметить, что активность животного подвержена таким ритмическим суточным колебаниям даже в условиях полной изоляции от всех факторов естественной среды. Например, животное можно поместить в условия полного круглосуточного освещения и тем не менее наблюдать у него чередование периодов сна и бодрствования, близкое к естественным. Кроме того, в течение дня в поведении животных могут быть отмечены и краткосрочные ритмы. Примером могут послужить наблюдения немецкого этолога В. Шлейдта за индюками. Он отметил, что клохтанье индюка в течение дня повторяется с определенным ритмом, который сохраняется даже при полной изоляции птицы и лишении ее слуха.

Помимо ориентации поведения животного во времени, «биологические часы» ориентируют его в пространстве. Например, перелетные птицы при ориентации по положению солнца должны в каждый момент времени соотносить его положение со

временем дня. Это происходит, когда они соотносят информацию о положении солнца с внутренними циркадными ритмами.

Внутренние факторы создают в организме состояние, предшествующее проявлению той или иной инстинктивной реакции. Однако начало этой реакции может зависеть от внешних условий среды. Например, определенный уровень половых гормонов и гормонов гипофиза стимулирует различные поведенческие реакции животного, связанные с размножением, но продуцирование этих гормонов приурочено к определенному времени года. Если животное, которое обитает в умеренной зоне Северного полушария, с наступлением весны содержать в условиях короткого светового дня, активность желез проявляться не будет. Напротив, если зимой создать животному условия постепенно увеличивающегося дня, гормоны начнут выделяться, и половое поведение проявится в зимнее время года.

Внутренние факторы обеспечивают готовность организма выполнить то или иное инстинктивное движение, внешние стимулы могут быть не обязательны для проявления инстинктивной реакции.

Немецкий нейрофизиолог Э. Хольст обнаружил в стволе головного мозга курицы несколько зон. При воздействии на эти зоны слабым электрическим током возникают инстинктивные движения, соответствующие той или иной зоне. Было отмечено, что если длительное время воздействовать на одну и ту же зону, усиливая силу раздражения, можно наблюдать целый ряд инстинктивных действий, которые будут совершаться в том же порядке, что и в естественных условиях. Например, курица выполняла движения, которые совершаются при приближении наземного хищника: проявляла легкое беспокойство, потом поднималась, хлопала крыльями, вскрикивала, а затем взлетала. При этом самого раздражителя (хищника) в пределах ее видимости не было. Таким образом, под влиянием исключительно внутренних факторов могут проявиться не только отдельные инстинктивные движения, но и целые инстинктивные действия. Однако при этом не следует забывать, что в естественных условиях инстинктивные действия «запускаются» все же внешними факторами. Приближение наземного хищника, которого увидела бы курица, привело бы к возбуждению соответствующей зоны головного мозга птицы, которая в условиях опыта была простимулирована искусственно.

Внешние факторы инстинктивного поведения. Если задача внутренних факторов инстинктивного поведения состоит преимущественно в том, чтобы подготовить организм к выполнению определенного поведенческого акта, то внешние факторы чаще играют роль своеобразных активаторов этого инстинктивного действия.

Все инстинктивные действия заблокированы специальной системой, которая получила название *«врожденный пусковой механизм».* Это определенная совокупность нейросенсорных систем, обеспечивающих приуроченность поведенческих инстинктивных актов к ситуации, в которой такое поведение будет наиболее биологически адекватным, т. е. к так называемой *«пусковой ситуации».* Врожденный пусковой механизм реагирует на те или иные внешние раздражители или на их комбинации, для него характерна высокая избирательность. Каждый раздражитель, сигнал (или их комбинация) будут специфичны для определенной инстинктивной реакции. Врожденный пусковой механизм распознает их, проводит анализ, интегрирует информацию и снимает блокировку с данной реакции. При этом порог раздражимости соответствующих нервных центров снижается, и они активируются. Внутренняя мотивация «находит выход», и инстинктивная реакция осуществляется именно в тех условиях и в той ситуации, когда она биологически значима. Австрийский этолог К. Лоренц (1903–1989) назвал такой механизм «разблокирования» инстинктивной реакции *врожденной схемой реагирования.*

Инстинктивное действие проявляется в ответ на свой набор внешних раздражителей. Эти раздражители получили название *«ключевые»,* или *«знаковые».* Внешний сигнал в данном случае соотносят с ключом, который идеально подходит к замку (врожденному пусковому механизму). Например, в период размножения для самцов птиц ключевыми будут

стимулы, характерные для самок того же вида, эти стимулы будут вызывать у самцов инстинктивные действия, связанные с ухаживанием, спариванием и т. д.

В качестве ключевых раздражителей могут выступать простые физические или химические признаки, их пространственные отношения (например, соотнесение размеров) или векторы.

Носителями ключевых раздражителей могут быть не только другие особи, но и растения, а также различные объекты неживой природы. Немецкий этолог Ф. Вальтер отметил, что у детенышей антилоп ключевым стимулом, определяющим выбор места отдыха, является любой вертикальный объект. Ключевой раздражитель выполняет здесь направляющую функцию.

Знаковые стимулы чрезвычайно разнообразны и по своей природе: они могут быть зрительными, акустическими, химическими и др. Например, в половом поведении многих насекомых, амфибий и некоторых млекопитающих ключевыми раздражителями служат химические вещества (половые аттрактанты, феромоны). К звуковым стимулам относятся разнообразные крики, песни, специфичные для определенного вида животных. Зрительные ключевые стимулы получили название *«релизеры».* К ним относятся различные морфологические признаки (особенности окраски тела, гребни, хохолки у птиц, наросты). Например, для самок крякв релизерами являются «зеркальца» на маховых перьях селезней. Существуют и особые видоспецифические комплексы движений, которые могут выступать в качестве знаковых стимулов (позы подчинения, угрожающие позы, приветственные ритуалы, брачные ритуалы).

Животное способно распознать ключевой раздражитель даже при первом предъявлении. Например, красное пятно на клюве чайки вызывает реакцию «попрошайничества» у птенцов. Для пояснения принципа действия этого раздражителя часто пользуются аналогией с ключом и замком.

Различают также *настраивающие* ключевые раздражители. Их действие отличается от знаковых раздражителей. Эти стимулы понижают порог раздражимости нервных центров и направляют ключевые раздражители.

Существование ключевых раздражителей и их роль в развитии инстинктивных реакций доказаны множеством наблюдений и опытов. Н. Тинберген изучал пищевую реакцию птенцов серебристых чаек и дроздов при появлении родительской особи *методом макетов.*

Естественная реакция голодного птенца чайки на родительскую особь заключается в том, что он клюет красное пятно на клюве (желтом) взрослой птицы. Тинберген в своих опытах использовал несколько макетов. Лишь один макет в точности повторял внешний облик головы взрослой серебристой чайки. На остальных макетах исключались отдельные детали, и постепенно макет становился все менее похожим на голову чайки. Последний макет представлял собой плоский красный предмет с продолговатым выступом. Однако реакция птенцов на этот предмет не только не была слабее реакции на первый макет, но даже превосходила ее. Еще более интенсивной становилась реакция птенца на макет в виде тонкой белой палочки с поперечными темно-красными полосами. Отсюда можно сделать вывод, что ключевыми раздражителями для появления реакции «попрошайничества» у птенцов серебристой чайки служат красный цвет и продолговатая форма.

В опытах с десятидневными птенцами дрозда в качестве макетов использовались плоские диски. Если птенцам дрозда предлагали круг, они тянулись к его верхней части, где предполагалась голова родительской птицы. Если к большому кругу прикрепляли маленький, птенцы начинали тянуться к нему, а когда прикрепляли два маленьких круга разного размера, решающей становилась относительная величина кругов. При большом размере «туловища» птенцы тянулись к дополнительному кругу больших размеров, при маленьком – к меньшему. Таким образом, ключевые раздражители в данном случае – взаимное расположение и относительная величина деталей макета.

Опыты по изучению ключевых стимулов у птиц проводили российские орнитологи Г.Л. Скребицкий и Т.И. Бибикова. В ходе опытов исследовалось отношение чайки к ее

яйцам. Исследователи перекладывали яйца из одного гнезда в другое, заменяли их яйцами других видов птиц, иными предметами разной формы, величины, окраски. Чайки охотно начинали «высиживать» чужие яйца, а также яйца других птиц, различно окрашенные муляжи из разных материалов (стекло, глина и т. д.), посторонние предметы (шарики, картофелины, камни). Птицы не отказывались вкатывать в гнездо даже тяжелые каменные шарики, т. е. эту реакцию определял не вес «яйца». Г.Л. Скребицкий писал: «...чайки, сидящие на таких предметах, представляли очень оригинальную картину, но в особенности необычайным становилось зрелище, когда согнанная с гнезда птица возвращалась к нему обратно и, прежде чем сесть, заботливо поправляла клювом разноцветные шары, камешки или картошку».[8]

Птицы отказывались насиживать предметы, не имеющие округлой формы, например камни с острыми выступами или кубики. Ученые сделали вывод, что ключевыми стимулами для чайки были округлость предмета, отсутствие на нем выступов и углублений.

Если чайке предлагали два яйца разной величины, она начинала закатывать в гнездо более крупное. Исследователи наблюдали даже такую ситуацию, когда чайка пыталась насиживать деревянный макет яйца таких гигантских размеров, что она с трудом забиралась на него. В этой ситуации имеет место *супероптимальная* реакция. Животное сталкивается со *сверхстимулом,* который обладает супероптимальными признаками ключевого раздражителя, и начинает проявлять реакцию на него сильнее, чем в норме. Таким образом, ключевые раздражители подчинены закону суммации: с увеличением параметров раздражителя инстинктивная реакция увеличивается пропорционально. Это явление может служить объяснением повышенной реакции птенцов серебристой чайки на поперечно исчерченную красными полосками палочку.

На количественную сторону действия знаковых стимулов обратил внимание Н. Тинберген при изучении реакции преследования самки у самцов бабочки-бархатницы в период размножения. Наблюдения показали, что самец взлетает не только при приближении особей своего вида, но и при виде других летающих насекомых, а также небольших птиц и даже падающих с деревьев листьев. Ученый сделал вывод, что для бархатницы в этой ситуации первостепенное значение имеют какие-то зрительные ключевые раздражители. Химические стимулы в данном случае не могут быть знаковыми, потому что направление полета самцов никак не связано с направлением ветра, а значит, запахами они не руководствуются. Тинберген и его помощники изготовили макеты бабочек из бумаги и укрепили их на тонкой леске, привязанной к длинной удочке. У каждой серии макетов оставляли только один характерный внешний признак: цвет, размер, определенную форму. При подергивании удилища макетная бабочка начинала двигаться, что вызывало у самцов бархатницы ответную реакцию преследования. Интенсивность реакции фиксировалась наблюдением.

Результаты эксперимента показали, что реакцию преследования вызывали макеты всех цветов, но наиболее активно самцы следовали за черными «бабочками» – реакция на них была даже ярче выражена, чем при виде макетов коричневого цвета, который соответствовал естественной окраске самки бархатницы. В этом случае следует говорить об усилении зрительного стимула – темного цвета.

Аналогичная картина была получена при сравнении интенсивности реакции на размер макета. Самцы наиболее активно преследовали макеты большего размера, чем естественная величина самки. Такой стимул, как форма тела объекта, оказался для бархатниц не столь важен. Самцы реагировали на макеты всех форм, при этом наименее эффективны были длинные прямоугольные макеты. Однако наблюдения показали, что это связано с нарушением характера движения таких «бабочек»: он становился менее «танцующим».

Тинберген обратил внимание и на другую особенность действия ключевых стимулов,

---

[8] Скребицкий Г.Л. Отношение чайки к гнезду, яйцам и птенцам // Рефлексы, инстинкты и навыки. М., 1936.

которую он назвал *сумматором стимулирования.* Ученый писал: «...слабо привлекающая белая модель вызовет тот же процент реакций, что и черная, если ее показывать на меньшем расстоянии, чем черную. Эффективность белой маленькой модели также заметно усиливается, если заставить ее „танцевать“. Таким образом, недостаточную эффективность одного параметра можно скомпенсировать усиленной привлекательностью совершенно иного параметра... стимулы складываются в некоем „сумматоре стимулирования“, который и заставляет бархатницу реагировать соответствующим образом».[9]

Кроме того, Тинберген отметил, что состояние самца определяет, какие стимулы в данный момент входят в этот сумматор. Например, в обычных условиях самцы реагировали только на тон окраски макета (темный или светлый), т. е. сами цвета в сумматор не входили. При кормлении же на макетах, окрашенных в яркий цвет, у самцов отмечалась реакция исключительно на голубые и желтые модели, т. е. знаковым стимулом становился цвет.

Реакция на ключевой стимул не всегда бывает адекватна ситуации и может не привести к желаемому результату. Так, Тинберген описывает явление, получившее название *«осечки».* Осечка в поведении животного происходит при столкновении со *«сверхстимулом».* Примером такого «сбоя» может служить выкармливание певчими птицами птенца кукушки. Ключевыми стимулами, заставляющими птицу-родителя кормить птенца, являются большой клюв и ярко окрашенный зев птенца. Оба эти признака у кукушонка имеют *«сверхнормальное»* выражение. Тинберген пишет: «Вполне возможно, что многие певчие птицы не только кормят птенца кукушонка, но и получают удовольствие из-за его огромного и привлекательного рта».[10]

Осечка может происходить и во взаимоотношениях представителей разных классов животных. Описан случай, когда птица кардинал на протяжении нескольких недель кормила насекомыми золотых рыбок в бассейне. Птица реагировала на широко открытый рот рыбок, являющийся для нее ключевым стимулом при выкармливании птенцов.

В заключение следует отметить, что инстинктивное поведение животных чаще всего обусловлено не отдельными факторами, а их комплексом. При этом необходимо сочетание внешних и внутренних факторов. Например, голуби кормят своих птенцов, отрыгивая «зобное молочко», богатое протеинами. Сам процесс образования в зобе «молочка» стимулируется выделением гормона пролактина (внутренний стимул). Однако реакция отрыгивания вызывается не наполнением зоба, а внешней стимуляцией со стороны птенца, который своей тяжестью давит на зоб родителя. В зимнее время даже при наполненном пищей зобе у голубя не происходит такой реакции, потому что нет внешней стимуляции.

Структура инстинктивного поведения. Еще в начале XX в. американский исследователь У. Крэг («Влечения и антипатии как составляющие инстинкта», 1918) показал, что любое инстинктивное действие состоит из отдельных фаз. Крэг выделил две фазы, которые получили названия: *поисковая* (подготовительная) фаза, или *аппетентное поведение,* и *завершающая* фаза (завершающий акт).

Крэг показал, что в естественных условиях животные ищут те ключевые стимулы или их комбинации (пусковые ситуации), которые необходимы для осуществления определенной инстинктивной реакции. Например, животные ищут пищу, особей другого пола в период размножения, места для гнездования и т. д. Крэг назвал эти поисковые формы поведения *аппетентными,* а состояние животного в этот момент – *аппетенцией.* Воспринимаемые на поисковой фазе поведения промежуточные раздражители не являются для животного целью, они необходимы лишь для того, чтобы привести к восприятию ключевых стимулов завершающего поведения. Завершающая фаза инстинктивного поведения представляет собой само потребление животным необходимых ему элементов среды, именно эта фаза и является

---

[9] Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969.

[10] Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969.

непосредственно инстинктивным поведением.

Завершающая фаза наследственно определена, видотипична, в ней заключается биологический смысл всего инстинктивного действия. Эта фаза поведения состоит из небольшого количества движений, всегда выполняемых в четкой последовательности. Она стереотипна, определяется строением тела животного. На этой фазе возможны лишь незначительные индивидуальные вариации поведения, которые определяются генетически. Приобретенные компоненты поведения практически не играют роли в завершающем акте, а чаще всего и вовсе отсутствуют. К. Лоренц назвал завершающие акты поведенческих реакций *эндогенными движениями,* они видотипичны, наследственны и не требуют специального обучения.

В отличие от завершающего акта поисковая фаза более изменчива и адаптивна по отношению к условиям, хотя также является типичной для вида. В ней переплетаются врожденные и приобретенные формы поведения, индивидуальный опыт животного. Для поискового поведения характерна ориентировочно-исследовательская деятельность животного. Именно за счет изменений аппетентного поведения инстинктивные реакции могут быть пластичными. Подготовительная фаза всегда делится на несколько этапов. Ее окончание наступает, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций. Например, выбор самцом гнездовой территории иногда требует только возвращения на старую, прошлогоднюю территорию, а подчас может потребовать длительных поисков и даже борьбы с другими самцами. По представлению К. Лоренца, поисковую фазу поведенческого акта следует относить к целенаправленному поведению. На этой стадии совершаются различные действия, но все они подчинены определенной цели. Поисковая фаза очень важна и является для животного такой же первостепенной жизненной необходимостью, как и потребление на завершающей фазе. Именно аппетентное поведение является средством индивидуального приспособления животных к меняющейся окружающей среде. К этой фазе поведенческого акта относятся проявления элементарной рассудочной деятельности животных. Для достижения определенной конечной цели животное выбирает какой-либо путь, при этом оно оперирует понятиями и законами, которые связывают предметы и явления внешнего мира.

Концепцию о двух фазах инстинктивного поведения Крэг построил на данных, полученных в результате изучения пищевого поведения животных. Хищник, испытывающий ощущение голода, начинает искать добычу. Однако вначале он не имеет сведений о ее местонахождении и поэтому его поисковая деятельность пока ненаправленна. Вскоре хищник видит потенциальную жертву, от которой исходит первый ключевой стимул, например размер и детали окраски, и его поисковое поведение переходит на следующую стадию, которая уже имеет определенное направление. Хищник начинает уточнять местоположение, скорость передвижения добычи, ориентируясь при этом и на другие ключевые стимулы. Затем хищник преследует добычу или незаметно подкрадывается к ней, после чего схватывает и умерщвляет. Если в этом есть необходимость, жертва перетаскивается на другое место, где разделывается на куски. Только после этого поведение животного вступает в завершающую фазу, которая включает в себя непосредственное поедание добычи. Все действия животного, связанные с поиском, ловлей и умерщвлением жертвы, относятся к аппетентному поведению. Все они имеют под собой инстинктивную основу, но в большой степени зависят от процесса индивидуального научения, опыта животного и ситуации.

На каждом этапе поискового поведения есть свои подготовительные и завершающие фазы. Окончание одного этапа является сигналом к началу следующего и т. д. Последовательные этапы часто имеют несколько степеней соподчинения, поэтому складывается сложная структура поведения животного. Например, поисковое поведение может привести не к завершающей фазе поведенческого акта, а к сочетанию раздражителей, стимулирующему следующую фазу поискового поведения. Примером может послужить поисковое поведение птиц в период размножения. Вначале происходит выбор территории

для гнезда. Когда она найдена, начинается следующая стадия поискового поведения – строительство гнезда, затем следующая – ухаживание за самкой и т. д.

Поведение животного в значительной степени состоит из циклов, которые, в свою очередь, складываются из серии повторяющихся простых актов. Например, птица, занятая постройкой гнезда, совершает это по определенной схеме. Вначале она отправляется на поиски строительного материала, затем, отыскав его, оценивает пригодность. Если материал устраивает птицу, она несет его к гнезду, в противном случае бросает и ищет новый. Прилетев в гнездо, птица определенными движениями вплетает принесенные материалы в его структуру, формирует форму гнезда, а затем вновь улетает на поиски. Этот цикл начинается спонтанно и продолжается до тех пор, пока у птицы есть потребность в достраивании гнезда. Переключение на каждую следующую стадию поведенческой реакции осуществляется при восприятии определенного внешнего стимула. Н. Тинберген приводит пример с самками перепончатокрылых насекомых – филантов (пчелиных волков), которые выкармливают своих личинок медоносными пчелами. Оса, чтобы сделать запасы, летит в места скопления пчел, где беспорядочно летает до тех пор, пока не встретит подходящую жертву. Заметив летящее насекомое, оса подлетает к нему с подветренной стороны и останавливается примерно в 70 см. Если после этого оса уловит запах пчелы, который и будет ключевым раздражителем для перехода на следующую стадию поведенческой реакции, она схватит пчелу. Если пчелу лишить запаха с помощью эфира, оса не станет хватать ее. Следующей стадией поведения осы будет парализация жертвы ударом жала. Для начала этой стадии необходим стимул, связанный с прикосновением кжертве. Если предъявить осе макет пчелы, который на ощупь не похож на нее, но имеет тот же запах, оса не станет жалить такой макет. Таким образом, при прохождении животным различных стадий поведенческой реакции происходит смена стимулов, которые являются для него ключевыми в данный момент.

Состояние *аппетенции* происходит в условиях очень высокой возбудимости нервных центров, координирующих определенные физиологические реакции. К. Лоренц ввел понятие «специфический потенциал (энергия) действия». Этот потенциал накапливается под действием ряда внешних (температура, освещенность) и внутренних факторов (гормоны) в нервных центрах. Превысив определенный уровень, накопленная энергия высвобождается, после чего начинается поисковая фаза поведенческого акта. При усиленном накоплении «специфической энергии действия» завершающий акт может осуществиться спонтанно, т. е. в отсутствие соответствующих раздражителей, это так называемая *«реакция вхолостую»*.

Для объяснения нейрофизиологического механизма этих явлений Лоренц предложил свою теорию. Базой для этой теории послужили данные немецкого физиолога Э. Хольста.

Хольст в своих опытах сосредоточил внимание на ритмической активности центральной нервной системы. Он отметил, что в изолированной брюшной нервной цепочке земляного червя можно наблюдать ритмические разряды импульсов, которые точно соответствуют сокращению сегментов червя. В дальнейших исследованиях Хольст изучал механизм плавания угря. Он фиксировал средние сегменты его тела и не давал им сокращаться. Согласно рефлекторной теории в таком случае задние сегменты тела не получат раздражения, а следовательно, также не смогут сокращаться. Однако на самом деле они приходят в движение после определенного промежутка времени. Если перерезать дорсальные корешки спинного мозга угря, тем самым нарушив передачу сенсорной информации, угорь сохранит способность к плавательным движениям, причем координация их не нарушится. Таким образом, движения тела угря выполняются не по механизму рефлекторной дуги (в зависимости от внешних раздражений), а подчиняясь ритмическим разрядам импульсов в центральной нервной системе. Опыты других ученых подтвердили это. Например, было отмечено, что удецеребрированных (с удаленными большими полушариями) кошек могут ритмически сокращаться мышцы-антагонисты ноги, полностью лишенные чувствительных нервов. Головастики и рыбы с одним неразрушенным чувствительным нервом сохраняют способность к плаванию, нормальной координации

движений. Это означает, что центральной нервной системе присущ эндогенный автоматизм, который не зависит от внешних стимулов. При этом необходим минимальный уровень афферентной импульсации для поддержания возбуждения, *(«специфической энергии действия»)* в соответствующих нервных центрах на определенном уровне.

Работы Э. Хольста и его коллег подтвердили, что уровень возбуждения в соответствующих нервных центрах оказывает влияние на характер протекания инстинктивных реакций. Опыты проводились на курах, которым производили раздражение током стволовых структур мозга. В зависимости от локализации раздражаемой структуры исследователи отмечали элементарные поведенческие реакции (повороты головы, клевание) или сложные акты поведения (ухаживание). И если простые реакции всегда протекали примерно одинаково, независимо от параметров раздражения и окружающих условий, то сложные поведенческие реакции зависели от этих факторов. Так, при слабой силе тока петух набрасывался на чучело хорька, а при усилении тока – даже на руку исследователя (неспецифический раздражитель).

Гидравлическая модель К. Лоренца. Лоренц предложил гипотетическую модель осуществления инстинктивных реакций. Общие принципы ее работы ученый заимствовал из гидравлики, поэтому она получила название «гидравлическая модель».

«Специфическая энергия действия» представлена в этой модели водой, которая постепенно наполняет резервуар (происходит накопление энергии) через открытый кран, обозначающий непрерывный поток потенциальной энергии, образующийся в процессе жизнедеятельности организма. Вода (энергия) попадает в резервуар (организм) до тех пор, пока организм испытывает потребность в данной форме поведения. Давление жидкости внутри резервуара постоянно повышается, создавая определенное напряжение в системе. Отток воды из резервуара, обозначающий активность животного, происходит по трубам, ему препятствует клапан *(центральный затормаживающий механизм).* Клапан может открыться в двух ситуациях: при большом давлении воды, которая накопилась в резервуаре, или под действием тяжести груза, подвешенного к клапану. Груз обозначает влияние внешних раздражителей, специфичных для данного поведенческого акта. Нарастающее давление воды (накопление специфической энергии действия) и тяжесть груза (сила внешних раздражителей) суммируют свое действие на клапан. Чем сильнее стимул, тем меньший уровень энергии требуется. И напротив, чем больше накопилось энергии, тем меньшая сила внешнего стимула нужна для осуществления инстинктивной реакции. Если уровень энергии очень высок, клапан может открыться и без внешнего стимула, за счет давления воды. Это и соответствует «реакции вхолостую» (по Лоренцу, «реакция в пустоте»). Так, Лоренц описал поведение голодного скворца, который в отсутствие какого-либо раздражителя из внешней среды, например насекомого, фиксирует его взглядом и «ловит» в воздухе. Наклонный лоток с отверстиями, расположенными на разном уровне, обозначает разные типы двигательной активности животного в ходе поведенческого акта. Самое нижнее отверстие соответствует двигательной активности с самым низким порогом, остальные отверстия – формам активности с более высоким порогом. Если клапан лишь слегка приоткроется, вода вытечет в небольшом количестве и попадет только в область нижнего отверстия. Если клапан откроется больше и интенсивность тока воды возрастет, она попадет и в следующие отверстия. Когда резервуар опорожняется («специфическая энергия действия» иссякает), данный поведенческий акт прекращается.

Модель Лоренца хорошо объясняет ситуацию, когда порог совершения действия снижается при долгом его невыполнении (вода накапливается в резервуаре до такого уровня, когда потребуется небольшой груз, чтобы открыть клапан), и возможность появления реакций на неспецифические раздражители (накопление воды в резервуаре до такого уровня, когда груз для открытия клапана не нужен).

Гидравлическая модель неоднократно критиковалась из-за механистичности построения и схематичности. Понятиям «специфическая энергия действия» и «ключевые стимулы» в современной зоопсихологии соответствует понятие *«специфическое*

побуждение».

Иерархическая теория инстинкта И. Тинбергена. Отмечено, что стереотипные двигательные реакции находятся в определенной взаимосвязи. Иногда инстинктивные движения проявляются совместно, причем повышение порога одной из них вызывает повышение порога второй. Отсюда можно сделать вывод, что обе они зависят от одного функционального «центра». Отмечается некоторая регулярность в последовательности проявления действий в сложных инстинктивных реакциях. Примером могут послужить агрессивные столкновения рыб при разделе территории. У рыб семейства цихлид непосредственным столкновениям предшествует особая демонстрация запугивания. У одних видов цихлид демонстрации кратковременны, и рыбки практически сразу переходят к нападению. У других цихлид столкновения с ранениями происходят только при равных силах самцов, а демонстрации очень сложны и длительны. Есть и такие цихлиды, у которых драки совсем отсутствуют, а ритуализированная церемония запугивания противника выполняется до истощения одного из самцов, который отступает. Подобные ритуалы представляют собой последовательные действия, начинающиеся с демонстрации боков тела, потом спинные плавники поднимаются вертикально, за этим следуют удары хвостом. Соперники могут оценить силу такого удара с помощью боковой линии, которая воспринимает колебания воды. Затем противники встают друг перед другом, и у одних видов начинаются взаимные толчки с открытой пастью, а у других противники кусают друг друга в открытые рты. Ритуалы продолжаются до тех пор, пока один соперник не устает, его окраска в этом случае бледнеет и он уплывает. Все двигательные реакции во время ритуальной демонстрации строго стереотипны и четко следуют одна за другой. Так, удары хвостом не могут начаться до подъема спинного плавника, а взаимные толчки происходят лишь после ударов хвостом.

На основе подобных фактов Н. Тинберген разработал иерархическую теорию инстинкта (схему организации (иерархии) инстинкта). В основе этой концепции лежит представление об иерархии центров, которые управляют отдельными поведенческими реакциями. Понятие «центр» в данном случае не анатомическое, а функциональное. Тинберген трактует инстинкт как завершенную иерархическую систему поведенческих актов. Эта система реагирует на определенный раздражитель четко скоординированным комплексом действий. При этом изменение возбудимости центров под влиянием внешних и внутренних воздействий происходит в определенном порядке. С каждого центра снимается «блок», который этот центр предохраняет от истощения. В первую очередь повышается возбудимость центра поисковой фазы поведения, и животное приходит в состояние поиска раздражителей. Когда стимул будет найден, происходит «разрядка» центра, контролирующего осуществление завершающего акта, этот центр стоит на более низкой ступени иерархии. Таким образом, основной смысл схемы в том, что блок (торможение) импульсов снимается в центрах в определенной последовательности, что стимулирует следующий этап поведения животного.

В качестве иллюстрации Тинберген приводит схему иерархии центров инстинкта размножения самца трехиглой колюшки. Высший центр размножения самца колюшки активизируется увеличением длины дня, гормональными и другими факторами. Импульсы из высшего центра снимают блоке лежащего вблизи центра аппетентного поведения. Этот центр разряжается, и самец начинает поиск подходящих условий для постройки гнезда (соответствующая температура, территория, необходимый грунт, растительность, мелководье). После выбора такой территории торможение с подчиненных центров снимается, происходит их разрядка, и начинается сама постройка гнезда.

Если на территорию данного самца проникает другой самец, повышается возбудимость центра агрессивного поведения (с него снимается блок), начинается агрессивная реакция по отношению к сопернику. Когда соперник изгнан и появляется самка, снимается блок с центра полового поведения, начинается ухаживание за самкой и спаривание (завершающий акт).

Вклад в изучение иерархической организации инстинкта внес английский зоопсихолог XX в. Р. Хайнд. На примере стереотипных действий большой синицы он показал, что не всегда удается расположить эти действия в виде иерархической схемы. Некоторые действия могут быть характерны для нескольких видов инстинктов, причем в одних случаях они будут завершающими актами, а в других – лишь средством для создания условий, в которых может произойти завершающий акт.

Иерархия инстинктивного поведения окончательно формируется лишь у взрослого животного. У молодых особей могут появляться изолированные двигательные акты, лишенные в этом возрасте смысла, которые в более зрелом возрасте интегрируются в сложный функциональный комплекс движений.

Схема Н. Тинбергена предусматривает возможность взаимодействия между «центрами» различных видов поведения, например в ситуации, когда один центр подавляет другой. Так, если у самца во время ухаживания за самками усиливается чувство голода, он прерывает брачные демонстрации и начинает поиск корма.

В качестве особого случая взаимодействия «центров» Тинберген рассматривает *конфликтное поведение,* возникающее в ситуации одновременной тенденции к различным (зачастую противоположным) формам поведения. При этом ни одна из форм не подавляет полностью другие, и стимулы к каждой из них чрезвычайно сильны. В качестве примера ученый приводит наблюдения за самцами трехиглой колюшки и за разными видами чаек.

В ситуации, когда один самец колюшки вторгается на территорию другого самца, нападает хозяин территории. Он преследует чужака, и тот быстро уплывает. Когда уплывающий самец попадет на свою территорию, они поменяются ролями, теперь преследователь начнет спасаться бегством. Если столкновение самцов происходит на границе их территорий, у обоих самцов в поведении будут присутствовать как элементы реакций нападения, так и элементы бегства. Чем ближе самец к центру своей территории, тем сильнее будут выражены в его поведении элементы нападения. При удалении от центра территории эти элементы будут подавляться, а элементы бегства – усиливаться.

У самцов озерной чайки угрожающее поведение при столкновении на границе территорий включает пять поз. Каждая из них выражает определенную степень внутреннего конфликта между противоположными чувствами: агрессивностью и страхом.

Иногда в подобных конфликтных ситуациях у животных наблюдаются так называемые *«замещающие движения»:* происходит как бы смещение активности животного. Например, скворец при встрече с соперником вместо того, чтобы нападать, начинает усиленно перебирать клювом свое оперение. Встретившись на нейтральной территории, самцы серебристой чайки встают в позу угрозы, а затем вдруг принимаются чистить перья. Подобную реакцию можно наблюдать и у других птиц, например белые гуси в такой ситуации совершают движения, как при купании, серые гуси отряхиваются, а петухи клюют траву. Реакции, связанные со смещением активности, являются врожденными.

Другим типом поведения в конфликтной ситуации является *«мозаичное поведение».* Животное начинает выполнять несколько действий одновременно, но не завершает ни одно из них. Например, чайка поднимается перед соперником на ноги, поднимает крылья для нанесения удара, раскрывает клюв, чтобы клюнуть, но застывает в такой позе и не движется дальше.

Третий тип поведения в конфликтной ситуации – *«переадресованная реакция».* Животное направляет свои действия не на тот объект, который вызывает реакцию, а на другой. Например, дрозд при виде соперника начинает яростно клевать ветки. Иногда животное адресует агрессию более слабой особи, например серый гусь атакует не своего соперника, а молодого гусенка.

Изменчивость структуры инстинктивного поведенческого акта. Структура инстинктивного поведения чрезвычайно сложна. Поисковая фаза не всегда является реакцией отыскивания каких-либо агентов окружающей среды, она может быть и отрицательной. В этом случае животное уклоняется от определенных раздражителей и

избегает их. Кроме того, отдельные этапы поискового поведения могут вообще выпадать, тогда эта фаза сокращается. Иногда поисковая фаза не проявляется полностью, потому что завершающий акт наступает слишком быстро. Направление поискового поведения может сбиться, тогда возможен «чужой» завершающий акт. В некоторых случаях поисковая фаза принимает форму завершающей, при этом настоящая завершающая фаза также сохраняется. Тогда действия в обеих фазах выглядят одинаково, но имеют качественно различную мотивацию. В ряде случаев завершающая фаза совсем не достигается, тогда инстинктивный акт протекает не до конца. У животных с высокоразвитой психикой целью поведенческого акта может стать сам поиск раздражителей, т. е. промежуточные этапы поискового поведения *(сложное исследовательское поведение).*

Инстинктивное поведение и общение. *Общение* – это физическое (биологическое) и психическое (обмен информацией) взаимодействие между особями. Общение непременно выражается в согласовании действий животных, поэтому оно тесно связано с групповым поведением. При общении у животных обязательно существуют специальные формы поведения, которые выполняют функции передачи информации между особями. При этом некоторые действия животного приобретают сигнальное значение. Общение в таком понимании отсутствует у низших беспозвоночных, а у высших беспозвоночных появляется лишь в зачаточной форме. Всех представителям позвоночных животных оно присуще в той или иной степени.

Немецкий этолог Г. Темброк изучал процесс общения у животных и его эволюцию. По мнению Темброка, о настоящих сообществах животных, в которых особи общаются друг с другом, можно говорить лишь в том случае, когда у них начинается совместная жизнь. При совместной жизни несколько особей остаются самостоятельными, но вместе осуществляют однородные формы поведения в разных сферах. Иногда такая совместная деятельность предполагает разделение функций между особями.

Основой общения является *коммуникация* (обмен информацией). Для этого у животных имеется система видотипичных сигналов, которые адекватно воспринимаются всеми членами сообщества. Эта способность к восприятию информации и к ее передаче должна быть генетически закреплена. Действия, с помощью которых выполняется передача и происходит усвоение информации, наследственно закреплены, являются инстинктивными.

Формы общения. По механизму действия все формы общения различаются каналами передачи информации. Выделяют оптические, акустические, химические, тактильные и другие формы.

Среди *оптических* форм общения важнейшее место занимают выразительные позы и телодвижения, составляющие «демонстрационное поведение». Такое поведение состоит из демонстрации животным определенных частей своего тела, которые, как правило, несут специфические сигналы. Это могут быть ярко окрашенные участки, дополнительные структуры типа гребней, украшающих перьев и т. д. При этом некоторые участки тела животного могут зрительно увеличиваться в объеме, например за счет взъерошивания перьев или волос. Сигнальную функцию могут выполнять и особые движения тела или отдельных его частей. Выполняя эти движения, животное может демонстрировать окрашенные участки тела. Иногда подобные демонстрации совершаются с преувеличенной интенсивностью.

В эволюции поведения появляются специальные двигательные акты, которые отделились от остальных форм поведения тем, что утратили первичную функцию и приобрели чисто сигнальное значение. Примером может служить движение клешни у манящего краба, которое он выполняет при ухаживании за самкой. Такие движения получили название *«аллохтонные».* Аллохтонные движения видотипичны и стереотипны, их функция – передача информации. Другое их название – *ритуализованные движения.* Все ритуализованные движения условны. Они очень жестко и четко закреплены генетически, относятся к типичным инстинктивным движениям. Именно такая консервативность движений обеспечивает правильное восприятие сигналов всеми особями независимо от условий жизни.

Чаще всего и в наибольшем количестве ритуализованные движения наблюдаются в сфере размножения (прежде всего это брачные игры) и борьбы. Они передают одной особи информацию о внутреннем состоянии другой особи, о ее физических и психических качествах.

Инстинктивные движения и таксисы. *Таксисами* называют врожденные, наследственно определяемые реакции на определенные компоненты окружающей среды.

По своей природе таксисы сходны с инстинктивными движениями, но имеют и отличие. Инстинктивные движения всегда возникают в ответ на ключевые раздражители, таксисы же проявляются при действии направляющих ключевых раздражителей. Эта особая группа стимулов сама по себе не способна вызвать начало или конец какого-либо инстинктивного движения. Направляющие ключевые раздражители стимулируют только смену направления протекания этой реакции. Таким образом, таксисы производят общую ориентацию инстинктивных движений. Таксисы тесно связаны с врожденными двигательными координациями и в совокупности с ними составляют инстинктивные реакции или их цепи.

Кроме таксисов, существуют *кинезы.* При кинезах не происходит ориентации тела животного относительно раздражителя. В данном случае раздражители либо вызывают изменение скорости передвижения животного, либо меняется частота поворотов тела. При этом происходит смена положения животного относительно раздражителя, но ориентация его тела остается прежней.

При таксисах тело животного принимает определенное направление. Таксис может сочетаться с движениями, в этом случае животное будет двигаться по направлению к раздражителю или от него. Если двигательная активность направлена в сторону благоприятных для животного условий среды, таксис будет *положительным* (активность животного направлена к раздражителю). Если, напротив, условия не ценны для животного или опасны, таксис будет *отрицательным* (активность животного направлена от раздражителя).

В зависимости от природы внешних стимулов таксисы делятся на фототаксисы (свет), хемотаксисы (химические раздражители), термотаксисы (температурные градиенты), геотаксисы (сила тяжести), реотаксисы (течение жидкости), анемотаксисы (поток воздуха), гидротаксисы (влажность среды) и др.

Различают несколько типов таксисов (по Г. С. Френкелю и Д.Л. Ганну; Fraenkel G.S., Gunn D.L. «The Orientation of Animals», 1940).

1. *Клинотаксис.* При клинотаксисе для ориентации тела относительно стимула необязательна способность рецептора к определению направления источника раздражения. Животное сравнивает интенсивность раздражения с разных сторон простым поворотом органов, несущих рецепторы. Примером может служить установление траектории движения на свет личинки мухи. Фоторецепторы у личинки расположены на переднем конце тела, при ползании она отклоняет голову то в одну сторону, то в другую. Сравнение интенсивности раздражений с обеих сторон определяет направление ее двигательной реакции. Этот тип таксисов характерен для примитивных животных, не имеющих глаз.

2. *Тропотаксис.* Животное сравнивает два одновременно действующих раздражителя. Изменение направления движения при этом происходит при разной интенсивности раздражений. Примером тропотаксиса может служить ориентация водных животных при плавании дорсальной стороной вверх.

3. *Телотаксис.* Животное выбирает из двух источников раздражения один и движется к нему. Промежуточное направление не выбирается никогда. Таким образом, влияние одного из раздражителей подавляется. Например, пчелы из двух источников света выбирают один, к которому и двигаются.

4. *Менотаксис* («реакция светового компаса»). Животное ориентируется под определенным углом к направлению на источник раздражения. Например, муравьи, возвращаясь в муравейник, частично ориентируются по положению солнца.

5. А. Кюн («Die Orientierung der Tiere im Raum», 1919) выделяет, помимо того, *мнемотаксисы.* Животное при этом ориентируется на конфигурацию раздражителей, их взаимное расположение. Примером может послужить ориентация перепончатокрылых насекомых при возвращении к норке. Наблюдения Н. Тинбергена и В. Круйта показали, что осы-филанты (пчелиные волки) при возвращении в норку реагируют на положение входа в нее относительно окружающих элементов местности.

Степень сложности таксисов и их функции зависят от уровня эволюционного развития животных. Таксисы присутствуют во всех формах поведения: от самых простых инстинктивных реакций до сложных форм поведения. Например, при ориентации птенцов певчих птиц по отношению к родительской особи ключевым стимулом будет само появление объекта (взрослой птицы), направляющим ключевым стимулом – взаимное расположение деталей объекта, а таксисом – пространственная ориентация птенцов по направлению к этому стимулу.

Как говорилось выше, для птенца чайки ключевым раздражителем является красный цвет клюва приближающегося объекта, который вызывает пищевую реакцию «попрошайничества». Направляющим ключевым раздражителем будет расположение красного пятна на клюве, этот раздражитель направит пищевую реакцию птенца. Сама ориентация птенца по направлению к клюву объекта будет положительным фототаксисом.

К. Лоренц и Н. Тинберген проводили совместные исследования взаимоотношения инстинктивных двигательных координации и таксисов. Они изучали реакцию вкатывания яиц в гнездо у серого гуся. Для этой птицы ключевым стимулом является вид округлого, лишенного выступов на поверхности предмета, который находится за пределами гнезда. Данный стимул вызывает у гусей реакцию вкатывания. Эта врожденная реакция представляет собой многократное движение клюва по направлению к груди птицы, которое прекратится после прикосновения к ней вкатываемого предмета. Если перед гусыней клали цилиндр, она сразу вкатывала его в гнездо. Однако при предъявлении ей яйца, которое откатывалось в разные стороны, самка начинала совершать дополнительные боковые движения головы, которые придавали движению яйца правильное направление к гнезду. Направляющим раздражителем для таксисных боковых движений головы является вид отклонений яйца. Таким образом, у высших животных таксисы ориентируют инстинктивные движения и отдельных частей тела, и органов тела.

Таксисы наблюдаются в поведенческих актах животного как на стадии завершающего акта, так и в поисковом поведении. В поисковой фазе таксисы дополняются разнообразными ориентировочными реакциями, благодаря чему организм непрерывно получает информацию о параметрах и изменениях всех компонентов окружающей среды.

Тема 3
Поведение

3.1. Основные формы поведения животных

При изучении безусловных рефлексов и инстинктов возникла необходимость в создании классификации основных форм поведения животных. Впервые попытки такой классификации были сделаны еще в додарвиновский период, но наибольшего развития они достигли в начале XX в. Так, И.П. Павлов разделял врожденные элементы поведения на ориентировочные, оборонительные, пищевые, половые, родительские и детские. При появлении новых данных об условно-рефлекторной деятельности животных появилась возможность создать более дробные классификации. Например, ориентировочные рефлексы стали подразделять на собственно ориентировочные и исследовательские, ориентировочный рефлекс, направленный на поиск пищи, назвали ориентировочно-пищевым и т. д.

Другая классификация форм поведения была предложена А.Д. Слонимом в 1949 г. в статье «О взаимоотношениях безусловных и условных рефлексов у млекопитающих в филогенезе». В его схеме было выделено три основных группы рефлексов:

1) рефлексы, направленные на сохранение внутренней среды организма и постоянства вещества. К этой группе относятся пищевое поведение, обеспечивающее постоянство вещества, и гомеостатические рефлексы, обеспечивающие постоянство внутренней среды;

2) рефлексы, направленные на изменение внешней среды организма. К ним относятся оборонительное поведение и средовые, или ситуационные, рефлексы;

3) рефлексы, связанные с сохранением вида. К ним относятся половое и родительское поведение.

В дальнейшем учеными школы Павлова были разработаны другие классификации безусловных рефлексов и образующихся на их базе условных рефлексов. Например, известны классификации Д.А. Бирюкова, созданная в 1948 г., Н.А. Рожанского (1957). Эти классификации были довольно сложны, они включали в себя как собственно рефлексы поведения, так и рефлексы регуляции отдельных физиологических процессов, и потому не нашли широкого применения.

Р. Хайнд давал несколько классификаций типов поведения, основанных на определенных критериях. Ученый полагал, что таких критериев можно выбрать очень много и на практике чаще всего выбираются критерии, подходящие для той частной проблемы, которая рассматривается. Он упомянул три основных рода критериев, по которым проводится классификация.

1. *Классификация по непосредственным причинам.* По этой классификации виды активности, определяющиеся одними и теми же причинными факторами, объединяются в одну группу. Например, объединяются все виды активности, интенсивность которых зависит от действия мужского полового гормона (половое поведение самца), виды активности, связанные с раздражителями «самец-соперник» *(агонистическое* поведение) и т. п. Такой тип классификации необходим для исследования поведения животного, его удобно применять на практике.

2. *Функциональная классификация* основана на эволюционной классификации видов активности. Здесь категории более мелкие, например выделяются такие типы поведения, как ухаживание, миграция, охота, угроза. Подобная классификация оправдана, пока категории используются для исследования функций, но она довольно спорна, поскольку идентичные элементы поведения у разных видов могут иметь различные функции.

3. *Классификация по происхождению.* В этой группе выделяются классификация по общим предковым формам, основанная на сравнительном изучении близкородственных видов, и классификация по способу приобретения, в основе которой лежит характер изменения поведенческого акта в процессе эволюции. Как примеры категорий в этих классификациях можно выделить поведение, приобретенное в результате научения и ритуализованное поведение.

Хайнд подчеркивал, что любые системы классификации, основанные на разных типах критериев, должны рассматриваться как независимые.

В течение долгого времени среди ученых-этологов популярна классификация, в основу которой положена классификация рефлексов Павлова. Ее формулировку дал Г. Темброк (1964), который разделил все формы поведения на следующие группы:

1) поведение, определяемое обменом веществ (пищедобывание и прием пищи, мочевыделение и дефекация, запасание пищи, покой и сон, потягивание);

2) комфортное поведение;

3) оборонительное поведение;

4) поведение, связанное с размножением (территориальное поведение, копуляция и спаривание, забота о потомстве);

5) социальное (групповое) поведение;

6) постройка гнезд, нор и убежищ.

Остановимся подробнее на некоторых формах поведения.

Поведение, определяемое обменом веществ. Пищевое поведение. Пищевое поведение присуще всем представителям животного мира. Формы его весьма разнообразны и видоспецифичны. В основе пищевого поведения лежит взаимодействие центральных механизмов возбуждения и торможения. Составные элементы этих процессов отвечают как за реакцию на различные пищевые раздражители, так и на характер движений при еде. Определенную роль в формировании пищевого поведения играет индивидуальный опыт животного, в частности опыт, определяющий ритмы поведения.

Начальная фаза пищевого поведения – это поисковое поведение, вызванное возбуждением. Поисковое поведение определяется лишением животного пищи и является результатом возрастания реактивности к внешним раздражителям. Конечная цель поискового поведения – нахождение пищи. В эту фазу животное особенно чувствительно к раздражителям, которые косвенным образом указывают на присутствие пищи. Виды раздражителей зависят от доступности и вкусовых качеств различных видов пищи. Признаки, служащие раздражителями, бывают общими для разных видов пищи или характеризуют конкретный ее вид, что чаще всего наблюдается у беспозвоночных. Например, для пчел таким раздражителем может служить окраска венчиков цветка, а для термитов – запах гниющей древесины. Все эти раздражители вызывают различные виды активности. В зависимости от обстоятельств и вида животного это может быть схватывание добычи, ее предварительная подготовка и поглощение. Например, у волков наблюдается определенный способ охоты на разные виды копытных, рысь же охотится на все виды добычи одинаково (прыгая из засады на загривок жертвы). У хищных млекопитающих существуют определенные «ритуалы» при поедании добычи. Ласка поедает мышевидных грызунов с головы, а когда добычи много, довольствуется только мозгом жертвы. Крупные хищники также предпочитают поедать жертву, начиная с мышц шеи и внутренностей.

Когда животное начинает насыщаться, обратные связи, вызванные раздражением рецепторов рта, глотки и желудка, сдвигают равновесие в сторону торможения. Этому способствует также изменение состава крови. Обычно процессы торможения опережают компенсаторные способности тканей и протекают с различной скоростью. У некоторых животных процессы торможения воздействуют только на завершающий акт пищевого поведения и не касаются поведения поискового. Поэтому многие сытые млекопитающие продолжают охотиться, что свойственно, например, куньим, некоторым крупным кошкам.

Существует множество разнообразных факторов, определяющих привлекательность различных видов пищи, а также количество поглощаемой пищи. Лучше всего эти факторы изучены на примере крыс. У этих грызунов, отличающихся сложным поведением, новизна пищи может служить фактором, способствующим как увеличению съеденной пищи, так и уменьшению ее количества. Обезьяны чаще едят новую для себя пищу в малых дозах, но если обезьяна замечает, что ее сородичи поедают эту пищу, количество съеденного заметно возрастает. У большинства млекопитающих первыми новую пищу пробуют молодые животные. У некоторых стайных млекопитающих и птиц отдельные особи чаще пробуют незнакомый корм, находясь в окружении сородичей, и очень осторожно относятся к нему, находясь в изоляции. Объем поглощаемой пищи может зависеть и от ее количества, имеющегося в наличии. Например, в осенний период медведи поедают груши в садах в заметно большем количестве, чем с отдельно стоящих деревьев.

К пищевому можно отнести такое широко распространенное поведение, как запасание корма. Для обеспечения кормом личинок насекомых оно сводится к деятельности по откладке яиц на живые объекты (оводы), проявлению паразитизма, деятельности жуков-могильщиков. Запасание корма широко распространено и среди млекопитающих. Например, корм запасают многие виды хищников, причем формы запасания у них чрезвычайно разнообразны. Домашняя собака может просто зарыть кусок мяса, оставшийся от обеда, а горностай, куница устраивают целые склады, состоящие из трупов мелких грызунов. Запасают корм и многие виды грызунов, у некоторых из них (хомяки, мешотчатые крысы)

имеются специальные защечные мешки, в которых они переносят корм. У большинства грызунов сроки запасания пищи строго ограничены, в большинстве случаев они приурочены к осени, когда созревают семена, орехи, желуди.

Косвенным образом с пищевым поведением, а точнее, с поведением, определяемым обменом веществ, можно соотнести мочеотделение и дефекацию. У большинства животных мочеотделение и дефекация связаны со специфическими позами. Режим этих актов и характерные позы наблюдаются как у животных, так и у человека. Последнее было доказано многочисленными экспериментами, проводимыми при зимовке в Арктике.

Состояния покоя и сна, по мнению Темброка, относятся к поведению, определяемому обменом веществ, но многие ученые связывают их с комфортным поведением. Выяснено, что позы покоя и позы, принимаемые животным во время сна, являются видоспецифичными, как и отдельные виды движения.

Комфортное поведение. Это многообразные поведенческие акты, направленные на уход за телом животного, а также различные движения, не имеющие определенного пространственного направления и места локализации. Комфортное поведение, а именно та его часть, которая связана с уходом животного за своим телом, может быть рассмотрена как один из вариантов манипулирования (подробнее об этом см. 5.1, 6.3), причем в данном случае в качестве объекта манипуляций выступает тело животного.

Комфортное поведение широко распространено среди разных представителей животного мира, от самых низкоразвитых (насекомые, которые чистят с помощью конечностей крылья) до достаточно высокоорганизованных, у которых оно приобретает иногда групповой характер (груминг, или взаимное обыскивание у человекообразных обезьян). Иногда для совершения комфортных действий у животного имеются специальные органы, например туалетный коготь у некоторых животных служит для специального ухода за шерстью.

В комфортном поведении можно выделить несколько форм: очищение шерсти и кожи тела, почесывание определенного участка тела об субстрат, почесывание тела конечностями, катание по субстрату, купание в воде, песке, потряхивание шерстью и др.

Комфортное поведение видотипично, последовательность действий по очищению тела, зависимость определенного способа от ситуации врожденны и проявляются у всех особей.

Вплотную к комфортному поведению примыкают позы покоя и сна, весь комплекс действий, связанных с данными процессами. Эти позы также являются наследственно закрепленными и видоспецифичными. Исследования по изучению поз покоя и сна у бизонов и зубров, проведенные советским биологом М.А. Дерягиной, позволили выделить у этих животных 107 видотипичных поз и телодвижений, принадлежащих к восьми разным сферам поведения. Из них две трети движений относится к категории комфортного поведения, покоя и сна. Ученые отметили интересную особенность: различия в поведении в этих сферах у детенышей зубра, бизона и их гибридов формируются постепенно, в более позднем возрасте (два-три месяца).

Половое поведение описывает все многообразные поведенческие акты, связанные с процессом размножения. Эта форма относится к наиболее важным формам поведения, так как связана с продолжением рода.

По данным большинства ученых, в половом поведении, особенно у низших животных, большую роль играют *ключевые раздражители (релизеры).* Существует великое множество релизеров, которые в зависимости от ситуации могут вызвать или сближение половых партнеров, или драку. Действие релизера напрямую зависит от равновесия совокупности составляющих его раздражителей. Это было показано на опытах Тинбергена с трехиглой колюшкой, где раздражителем выступала красная окраска брюшка рыбки. При использовании различных моделей было выявлено, что самцы колюшек наиболее агрессивно реагируют не на модели, полностью окрашенные в красный цвет, а на объекты, наиболее близкие к природной окраске рыбок. Так же агрессивно колюшки реагировали и на модели любой другой формы, нижняя часть которых была окрашена в красный цвет, имитирующий

окраску брюшка. Таким образом, реакция на релизер зависит от совокупности признаков, одни из которых могут возмещать недостаток других.

При изучении релизеров Тинберген использовал метод сравнения, пытаясь выяснить истоки брачных ритуалов. Например, у уток ритуал ухаживания происходит от движений, которые служат для ухода за оперением. Большая часть релизеров, выставляемых напоказ во время брачных игр, напоминает незавершенные движения, которые в обычной жизни используются для совершенно иных целей. У многих птиц в брачных танцах можно распознать позы угрозы, например в поведении чаек во время брачных игр прослеживается конфликт между стремлением напасть на партнера и скрыться от него. Чаще всего поведение представляет собой ряд отдельных элементов, которые соответствуют противоположным тенденциям. Иногда в поведении можно заметить проявление разнородных элементов одновременно. В любом случае в процессе эволюции любые движения претерпели сильные изменения, ритуализировались и превратились в релизеры. Чаще всего изменения шли в направлении усиления эффекта, что может заключаться в их многократном повторении, а также увеличении скорости их исполнения. По мнению Тинбергена, эволюция была направлена на то, чтобы сигнал стал более заметным и распознаваемым. Границы целесообразности достигаются тогда, когда гипертрофированный сигнал начинает привлекать внимание хищников.

Для синхронизации полового поведения необходимо, чтобы самец и самка были готовы к размножению в одно и то же время. Такая синхронизация достигается с помощью гормонов и зависит от времени года и длины светового дня, но окончательная «подгонка» происходит только при встрече самца и самки, что было доказано в ряде лабораторных опытов. У многих видов животных синхронизация полового поведения развита на очень высоком уровне, например у колюшек во время брачного танца самца каждому его движению соответствует определенное движение самки.

У большинства животных в половом поведении выделяются отдельные *поведенческие блоки,* которые выполняются в строго определенной последовательности. Первым из этих блоков чаще всего бывает *ритуал умиротворения.* Этот ритуал эволюционно направлен на устранение препятствий к сближению брачных партнеров. Например, у птиц самки обычно не выносят прикосновений других особей своего вида, а самцы склонны к дракам. Во время полового поведения самца удерживают от нападения на самку различия в оперении. Часто самка принимает позу птенца, выпрашивающего корм. У некоторых насекомых умиротворение приобретает своеобразные формы, например у тараканов железы под надкрыльями выделяют своеобразный секрет, привлекающий самку. Самец приподнимает крылья и, пока самка слизывает выделения пахучих желез, приступает к спариванию. У некоторых птиц, а также у пауков самец приносит самке своеобразный подарок. Такое умиротворение существенно для пауков, поскольку без подарка самец при ухаживании рискует оказаться съеденным.

Следующей фазой в половом поведении является *обнаружение брачного партнера.* Для этого существует огромное количество различных способов. У птиц и насекомых этой цели чаще всего служит пение. Обычно песни поет самец, в его репертуаре имеется множество разнообразных звуковых сигналов, из которых самцы-соперники и самки получают исчерпывающую информацию о его социальном и физиологическом статусе. У птиц наиболее интенсивно поют самцы-холостяки. Пение прекращается, когда половой партнер найден. Ночные бабочки для привлечения и обнаружения брачного партнера часто используют запахи. Например, у бражников самки привлекают самцов при помощи секрета пахучей железы. Самцы воспринимают этот запах даже в очень незначительных дозах и могут прилетать к самке на расстояние до 11 км.

Следующей стадией полового поведения является *узнавание брачного партнера.* Оно наиболее развито у высших позвоночных, в частности птиц и млекопитающих. Раздражители, на которых основано распознавание, слабее раздражителей-релизеров, и, как правило, они индивидуальны. Считается, что птицы, образующие постоянные пары,

различают партнеров по внешнему виду и голосу. Некоторые утки (шилохвосты) способны распознать партнера на расстоянии 300 м, у большинства же птиц порог узнавания снижен до 20–50 м. У некоторых птиц формируется довольно сложный ритуал узнавания, например у голубей приветственный ритуал сопровождается поворотами и поклонами, и малейшее его изменение вызывает у партнера беспокойство. У белых аистов церемония приветствия сопровождается щелканьем клювом, причем голос партнера птицы узнают на значительном расстоянии.

Как правило, брачные ритуалы млекопитающих отличаются меньшим разнообразием, чем ритуалы рыб и птиц. Самцов чаще всего привлекает запах самок, кроме того, основная роль при поиске партнера принадлежит зрению и кожной чувствительности головы и лап.

Практически у всех животных сближение с половым партнером стимулирует многочисленные нейрогуморальные механизмы. Большинство этологов считает, что смысл сложных брачных ритуалов у птиц заключается в общей стимуляции механизма спаривания. Практически у всех земноводных, у которых брачные ритуалы довольно бедны, важная роль в стимуляции нейрогуморальных механизмов принадлежит тактильным раздражителям. У млекопитающих овуляция может наступать как после спаривания, так и до него. Например, у крыс копуляция не влияет на механизмы, связанные с созреванием яйцеклеток, а у крольчих овуляция наступает только после спаривания. У некоторых млекопитающих, например у свиней, для полового созревания самки достаточно одного присутствия самца.

Оборонительное поведение у животных впервые описано еще Ч. Дарвином. Обычно оно характеризуется определенным положением ушей, шерсти у млекопитающих, кожных складок у пресмыкающихся, перьев на голове у птиц, т. е. характерной мимикой животных. Оборонительное поведение – это реакция на изменение во внешней среде. Оборонительные рефлексы могут возникать в ответ на любые факторы внешней или внутренней среды: звуковые, вкусовые, болевые, термические и другие раздражители. Оборонительная реакция может носить как местный характер, так и принимать характер общей поведенческой реакции животного. Поведенческая реакция может выражаться и в активной обороне или нападении, и в пассивном замирании на месте. Двигательные и оборонительные реакции у животных разнообразны и зависят от образа жизни индивида. Одиночно живущие животные, например заяц, убегая от врага, старательно запутывают след. Животные, обитающие в группах, например скворцы, при виде хищника перестраивают свою стаю, стараясь занять наименьшую площадь и избежать нападения. Проявление оборонительной реакции зависит как от силы и характера действующего раздражителя, так и от особенностей нервной системы. Любой раздражитель, достигающий известной силы, может вызвать оборонительную реакцию. В природе чаще всего оборонительное поведение связано *с условными (сигнальными) раздражителями,* которые сформировались у разных видов в процессе эволюции.

Другую форму оборонительного поведения представляют физиологические изменения при *пассивно-оборонительной реакции.* В этом случае доминирует торможение, движения животного резко замедляются, и чаще всего он затаивается. У некоторых животных при пассивно-оборонительном рефлексе задействуется специальная мускулатура. Например, еж во время опасности сворачивается в шар, у него резко ограничивается дыхание, снижается тонус скелетной мускулатуры.

К особой форме оборонительного поведения относятся *реакции избегания,* за счет которых животные сводят к минимуму попадание в опасные ситуации. У некоторых животных сигнальные стимулы, вызывающие страх, порождают такую реакцию без предварительного опыта. Например, для мелких птиц сигнальным стимулом служит силуэт ястреба, а для некоторых млекопитающих – характерная окраска и запах ядовитых растений. Избегание также относится к высокоспецифичным рефлексам.

Агрессивное поведение. Агрессивным чаще всего называют поведение, адресованное другим особям, которое приводит к нанесению повреждений и зачастую связано с установлением иерархического статуса, получением доступа к какому-либо объекту или

права на определенную *территорию.* Различают внутривидовые столкновения и конфликты, возникающие в ситуации «хищник – жертва». Чаще всего эти формы поведения вызываются различными внешними раздражителями, состоят из различных организованных комплексов движений и определяются разными нервными механизмами. Агрессивное поведение направлено на другую особь, раздражители могут быть зрительными, слуховыми и обонятельными. Агрессия возникает в первую очередь из-за близости другой особи.

По мнению многих исследователей, агрессия может проявиться в результате конфликта между другими видами активности. Это доказано на многочисленных лабораторных опытах. Например, у домашних голубей агрессивное поведение напрямую зависело от пищевого подкрепления: чем птицы были голоднее, тем больше возрастала агрессивность.

В естественных условиях агрессия чаще всего является реакцией на близость другого животного, которая возникает либо при нарушении индивидуальной дистанции, либо при приближении к важным для животного объектам (гнездо, индивидуальная территория). В этом случае приближение другого животного может вызвать как оборонительную реакцию с последующим бегством, так и агрессивную в зависимости от иерархического положения особи. Агрессия зависит также от внутреннего состояния животного. Например, у многих воробьинообразных наблюдаются кратковременные стычки в зимних стаях, где птицы в зависимости от внутреннего состояния поддерживают индивидуальную дистанцию от нескольких метров до нескольких десятков метров.

У большинства видов животных агрессивные конфликты происходят в весеннее время, когда активны половые железы. Интенсивность конфликтов напрямую зависит от стадии брачного цикла. В пик брачной активности почти у всех птиц агрессию вызывает соперник, появившийся в непосредственной близости от участка. Подобные явления наблюдаются и у некоторых территориальных видов рыб.

В результате многочисленных исследований было выяснено, что для вызывания агрессии внешние раздражители играют более важную роль, чем внутреннее состояние. Последнее чаще всего влияет на избирательность восприятия раздражителей, а не на интенсивность агрессивного поведения. Большинство этих данных получено при изучении поведения птиц из отряда воробьинообразных, но подобное явление наблюдалось и у раков-отшельников, а также у некоторых территориальных видов рыб.

Обширные исследования агрессивной деятельности проводил К. Лоренц, посвятивший этому явлению ряд научных трудов. Он проводил большое количество опытов по изучению агрессивного поведения крыс, которые помогли вывести основные закономерности агрессивного поведения человека как биологического вида.

Территориальное поведение впервые появляется у кольчатых червей и низших моллюсков, у которых все процессы жизнедеятельности приурочены к участку, где располагается убежище. Однако такое поведение еще не может считаться полноценным территориальным, потому что животное никак не маркирует территорию, не дает знать другим особям о своем присутствии на ней, не защищает ее от вторжения. Для того чтобы можно было говорить о полноценно развитом территориальном поведении, необходимо развитие у животного перцептивной психики, оно должно иметь возможность дать остальным особям информацию о своих правах на эту территорию. В этом процессе чрезвычайную важность приобретает маркировка территории. Территория может маркироваться нанесением пахучих меток на предметы по периферии участка, звуковыми и оптическими сигналами, а в качестве оптических сигналов могут выступать вытоптанные участки травы, обгрызенная кора деревьев, экскременты на ветках кустарников и другие. Животные с настоящим территориальным поведением, как правило, активно защищают свой участок от остальных особей. Особенно эта реакция проявляется у животных по отношению к особям своего вида и того же пола. Как правило, такое поведение приурочено или проявляется в особо яркой форме в период размножения.

В достаточно развитой форме территориальное поведение проявляется у стрекоз. А Хеймер проводил наблюдения за самцами равнокрылых стрекоз-красоток. Бшо отмечено,

что самцы этих насекомых занимают индивидуальные участки, в которых выделяются функциональные зоны отдыха и размножения. В зоне размножения происходит откладка яиц, самец привлекает самку в эту зону при помощи особого ритуализированного полета. Все свои функции самцы выполняют в пределах своей территории, кроме вечернего отдыха, который происходит за ее пределами. Самец маркирует свой участок, активно защищает его от других самцов. Интересно отметить, что сражения между ними происходят в форме ритуалов, а до настоящего столкновения, как правило, не доходит.

Большой сложности, как показали исследования российского этолога А.А. Захарова, достигает территориальное поведение муравьев. У этих насекомых существует два разных типа использования кормовых участков: совместное использование угодий несколькими семьями и использование участка населением одного гнезда. Если плотность вида невелика, участки не охраняются, если же плотность достаточно высока, кормовые участки делятся на охраняемые территории, между которыми есть небольшие неохраняемые участки. Наиболее сложно поведение у рыжих лесных муравьев. Их территории, которые строго охраняются, очень велики, через них пролегает разветвленная сеть тропок. При этом каждая группа муравьев использует определенный сектор муравейника и определенные тропы, которые к нему прилегают. Таким образом, общая территория муравейника у этих насекомых делится на территории отдельных групп, между которыми располагаются нейтральные пространства. Границы таких территорий маркируются пахучими метками.

Многие высшие позвоночные, в частности млекопитающие, птицы и рыбы, держатся в центре хорошо известного им участка, границы которого они ревностно охраняют и тщательно маркируют. У высших млекопитающих хозяин участка, даже находящийся на более низкой ступени иерархической лестницы, с легкостью прогоняет сородича, нарушившего границу. Хозяину территории для этого достаточно принять угрожающую позу, и соперник отступает. Истинная территориальность встречается у грызунов, хищников и некоторых обезьян. У видов, для которых характерна беспорядочность половых отношений, нельзя выделить индивидуальную территорию.

Территориальность выражена и у многих рыб. Обычно территориальное поведение у них тесно связано с процессом размножения, что характерно для многих цихлид, а также колюшек. Стремление к выбору территории у рыб врожденное, кроме того, оно обусловлено системой ориентиров, которой пользуется рыба. Защита территории у рыб наиболее выражена в половой период.

У птиц территориальное поведение достигло высокого развития. Некоторые ученые разработали классификацию территорий у разных видов птиц по типам использования. У таких птиц могут существовать отдельные территории для гнездования, брачных танцев, а также отдельные территории для зимовки или ночлега. Для защиты территории птицы чаще всего используют пение. В основе территориального поведения лежит внутривидовая конкуренция. Выбирает участок и привлекает самку, как правило, более агрессивный самец. Размеры территории у птиц видоспецифичны. Территориальность у птиц не всегда исключает стадное поведение, хотя чаще всего эти формы поведения не наблюдаются одновременно.

Родительское поведение. Всех животных можно разделить на две группы. К первой группе относятся животные, самки которых уже при первых родах демонстрируют родительское поведение. Ко второй группе относятся животные, самки которых совершенствуют свое родительское поведение в течение жизни. Такая классификация была впервые разработана на млекопитающих, хотя различные формы родительского поведения наблюдаются и у других групп животных.

Типичными представителями животных первой группы являются мыши и крысы, они уже с первых дней ухаживают за потомством, и многие исследователи не отмечали существенных различий в этом между молодыми и опытными самками. К животным второй группы относятся человекообразные обезьяны, врановые птицы. Молодой самке шимпанзе ухаживать за детенышами помогают более опытные сородичи, в противном случае

новорожденный может погибнуть из-за неправильного ухода.

Родительское поведение относится к одному из самых сложных типов поведения. Как правило, оно состоит из ряда взаимосвязанных фаз. У низших позвоночных основным в родительском поведении служит распознавание детенышами родителей, а родителями – детенышей. Здесь важную роль играет запечатление на ранних стадиях заботы о потомстве. Мальки рыб инстинктивно сбиваются в стайки и следуют за взрослыми особями. Взрослые же особи стараются плавать медленно и держать детенышей в пределах видимости. В случае опасности взрослые защищают молодь.

Намного сложнее развито родительское поведение птиц. Как правило, начинается оно с *откладки яиц,* так как *фаза постройки гнезда* относится больше к половому поведению и зачастую совпадает с ритуалом ухаживания. Стимулирующим влиянием на откладку яиц служит присутствие гнезда, а у некоторых птиц – и его постройка. У некоторых птиц гнездо с полной кладкой на некоторое время может приостановить дальнейшую откладку яиц, и наоборот, неполная кладка стимулирует этот процесс. В последнем случае птицы могут откладывать в несколько раз больше яиц, чем в нормальных условиях.

Следующая фаза родительского поведения птиц – *распознавание яиц.* У ряда птиц избирательность отсутствует, они могут насиживать яйца с любой окраской и даже муляжи, имеющие лишь отдаленное сходство с яйцами. Но многие птицы, в частности воробьинообразные, хорошо отличают свои яйца от яиц сородичей. Например, некоторые славки отвергают яйца сородичей, похожие по окраске, но слегка отличающиеся формой.

Следующей фазой родительского поведения птиц является *насиживание.* Оно отличается исключительным разнообразием форм поведения. Насиживать яйца может как самец, так и самка или оба родителя одновременно. Насиживание может проходить с первого, второго яйца или после завершения кладки. Насиживающая птица может сидеть на гнезде плотно или бросать гнездо при первых признаках опасности. Наивысшего мастерства достигло насиживание у сорных кур, когда самец следит за терморегуляцией в своеобразном инкубаторе из гниющей растительности, причем его постройка может занимать несколько месяцев. У видов, у которых насиживает самец, его стремлениек этому действию синхронно со сроками откладки яиц. У самок же оно определяется физиологическими процессами.

Следующая фаза родительского поведения наступает после *вылупления птенцов.* Родители начинают выкармливать их полупереваренной пищей. Реакция птенцов врожденная: они тянутся к кончику клюва родителя за кормом. Релизером в этом случае чаще всего выступает окраска клюва взрослой птицы, у некоторых птиц в это время она изменяется. Взрослые птицы чаще всего реагируют на голос птенца, а также на окраску глотки у птенца, выпрашивающего корм. Как правило, именно присутствие птенцов заставляет родителей заботиться о них. В экспериментальных условиях у кур можно поддерживать родительское поведение в течение многих месяцев, постоянно подкладывая ей цыплят.

Сложным родительским поведением отличаются и млекопитающие. Начальной фазой родительского поведения у них является *сооружение гнезда,* которое во многом видотипично. Стимулом к постройке гнезда у самок служит определенная фаза беременности. Крысы могут начинать постройку гнезда уже на ранних стадиях беременности, но обычно оно не достраивается до конца и представляет собой только груду строительного материала. Настоящее строительство начинается за три дня до родов, когда гнездо приобретает определенную форму, а самка крысы становится все менее подвижной.

Непосредственно перед родами у самок млекопитающих изменяется *порядок вылизывания отдельных частей тела.* Например, в последнюю неделю беременности они чаще вылизывают промежность и все реже – бока и передние лапы. Рожают самки млекопитающих в самых разнообразных положениях. Поведение их в период *родов* может достаточно сильно меняться. Как правило, самки тщательно вылизывают новорожденных, перекусывают им пуповину. Большинство млекопитающих, особенно травоядные, с жадностью поедают плаценту.

Большой сложностью отличается поведение млекопитающих при *вскармливании детенышей.* Самка собирает детенышей, подставляет им соски, к которым они присасываются. Период вскармливания уразных видов различен: от двух недель у грызунов до одного года у некоторых морских млекопитающих. Еще до окончания лактации детеныши предпринимают краткие вылазки из гнезда и начинают пробовать дополнительные корма. По окончании лактации детеныши переходят на самостоятельное питание, но продолжают преследовать мать, пытаются сосать ее, однако самка все реже позволяет им делать это. Она прижимается брюхом к земле или пытается резко отбежать в сторону.

Еще одним характерным проявлением родительского поведения является *перетаскивание детенышей.* Если условия становятся неподходящими, животные могут построить новое гнездо и перетащить туда свое потомство. Инстинкт перетаскивания особенно силен в первые несколько дней после родов, когда самка стаскивает в гнездо не только своих, но и чужих детенышей, а также посторонние предметы. Однако этот инстинкт быстро угасает, и уже через несколько дней самки хорошо отличают своих детенышей от чужих. Способы переноса детенышей у разных видов различны. Само перетаскивание может вызываться различными раздражителями. Чаще всего эта реакция вызывается криками детенышей, а также их характерным запахом и температурой тела.

К особым формам родительского поведения относится *наказание,* которое выражено у некоторых хищных млекопитающих, в частности собак. Домашние собаки могут наказывать щенков за различные проступки. Самка рычит на детенышей, встряхивает их, держа за шиворот, или придавливает лапой. С помощью наказаний мать может быстрее отучить щенков искать у нее соски. Кроме того, собаки наказывают щенков, когда те удаляются от них, могут разнимать дерущихся.

Социальное (групповое) поведение. Этот вид поведения представлен у низших беспозвоночных лишь в зачаточной форме, так как они не имеют специальных сигнальных действий для осуществления контактов между особями. Групповое поведение в данном случае ограничивается колониальным образом жизни некоторых животных, например коралловых полипов. У высших же беспозвоночных, напротив, групповое поведение проявляется уже в полной мере. Прежде всего это относится к насекомым, у которых образ жизни связан со сложными, сильно дифференцированными по структуре и функциям сообществами, – пчелам, муравьям и другим общественным животным. Все особи, входящие в состав сообщества, различаются по выполняемым функциям, пищедобывательные, половые и оборонительные формы поведения распределяются между ними. Наблюдается специализация отдельных животных по функциям.

При такой форме поведения большое значение имеет природа сигнала, при помощи которого особи общаются между собой и согласовывают свои действия. У муравьев, например, эти сигналы имеют химическую природу, остальные виды рецепторов гораздо менее значимы. Именно по запаху муравьи отличают особей своего сообщества от чужаков, живых особей – от мертвых. Личинки муравьев выделяют химические вещества для привлечения взрослых особей, которые могут их покормить.

При групповом образе жизни большое значение придается *согласованию поведения отдельных особей при угрозе сообществу.* Муравьи, а также пчелы и осы ориентируются при этом на химические сигналы. Например, в случае опасности выделяются *«вещества тревоги»,* которые распространяются по воздуху на небольшое расстояние. Такой небольшой радиус помогает точно определить место, откуда исходит угроза. Количество особей, выделяющих сигнал, а значит, и его сила увеличиваются пропорционально возрастанию опасности.

Передача информации может осуществляться и другими путями. В качестве примера можно рассмотреть «танцы» пчел, несущие сведения о кормовых объектах. Рисунок танца указывает на близость местонахождения корма. Вот как характеризовал танцы пчел известный австрийский этолог Карл фон Фриш (1886–1983), долгие годы занимавшийся изучением общественного поведения этих насекомых: «...если он (кормовой объект. – *Авт.)*

находится рядом с ульем (на расстоянии 2–5 метров от него), то производится «танец-толчок»: пчела беспорядочно бежит по сотам, время от времени виляя брюшком; если же корм обнаружен на расстоянии до 100 метров от улья, то выполняется «круговой», который состоит из пробежек по кругу попеременно по часовой стрелке и против нее. Если же нектар обнаружен на большем расстоянии, то выполняется «виляющий» танец. Это пробежки по прямой, сопровождающиеся виляющими движениями брюшка с возвращением к исходной точке то слева, то справа. Интенсивность виляющих движений указывает на расстояние находки: чем ближе находится кормовой объект, тем интенсивнее выполняется танец».[11]

Во всех приведенных примерах четко отмечается, что информация всегда передается в трансформированном, условном виде, при этом пространственные параметры переводятся в сигналы. Наибольшего развития инстинктивные компоненты общения достигли в таком сложном явлении, как ритуализация поведения, особенно полового, о котором уже говорилось выше.

Общественное поведение у высших позвоночных отличается большим разнообразием. Существует множество классификаций различных типов объединения животных, а также особенностей поведения животных внутри разных групп. У птиц и млекопитающих встречаются различные переходные формы организации от *одиночной семейной группы* до *истинного сообщества.* Внутри этих групп взаимоотношения построены в основном на разнообразных формах полового, родительского и территориального поведения, но некоторые формы характерны только для животных, живущих в сообществах. Одной из них является обмен кормом – *трофаллаксис.* Наиболее развит он у общественных насекомых, но встречается и у млекопитающих, например у диких собак, которые обмениваются кормом, отрыгивая его.

К общественному поведению также относится *групповая забота о потомстве.* Она наблюдается у пингвинов: молодые детеныши собираются в отдельные группы, за которыми присматривают взрослые, пока родители добывают себе пищу. У копытных млекопитающих, например у лосей, самец владеет гаремом из нескольких самок, которые могут совместно ухаживать за потомством.

К социальному поведению относят и *совместное выполнение работы,* которое управляется системой сенсорной регуляции и координации. Такая совместная деятельность заключается в основном в строительстве, невозможном для отдельной особи, например постройка муравейника или строительство бобрами плотин на мелких лесных реках. У муравьев, а также колониальных птиц (грачи, береговые ласточки) наблюдается совместная защита колоний от нападения хищников.

Считается, что для общественныхживотных одно только присутствие и активность сородича служат стимулом для начала социальной деятельности. Такая стимуляция вызывает у них совокупность реакций, которые невозможны у одиночных животных.

Исследовательское поведение определяет стремление животных передвигаться и осматривать окружающую среду даже в тех случаях, когда они не испытывают ни голода, ни полового возбуждения. Эта форма поведения является врожденной и обязательно предшествует обучению.

Все высшие животные при неожиданном внешнем воздействии реагируют на источник раздражения, стараются исследовать незнакомый предмет, используя все доступные органы чувств. Оказавшись в незнакомой обстановке, животное хаотично передвигается, обследуя все, что его окружает. При этом используются различные типы поведения, которые могут быть не только видотипичными, но и индивидуальными. Не следует отождествлять исследовательское поведение с игровым, на которое оно внешне похоже.

Некоторые ученые, например Р. Хайнд, проводят четкую границу между *ориентировочной реакцией,* когда животное неподвижно, и *активным исследованием,* когда

---

[11] Фриш К. Из жизни пчел. М., 1966.

оно двигается относительно обследуемого объекта. Эти два вида исследовательского поведения взаимно подавляют друг друга. Можно также выделить *поверхностное* и *глубокое* исследовательское поведение, а также проводить разграничения, взяв за основу сенсорные системы, участвующие в нем.

Исследовательское поведение, особенно на первых порах, зависит от реакции страха и от опыта животного. Вероятность, что данная ситуация вызовет либо реакцию страха, либо исследовательское поведение, зависит от внутреннего состояния животного. Например, если в клетку с мелкими птицами отряда воробьинообразных поместить чучело совы, в первое время они редко приближаются к нему, испытывая реакцию страха, но постепенно сокращают это расстояние и в дальнейшем проявляют по отношению к чучелу только исследовательское поведение.

На начальных стадиях исследования объекта животное может проявлять и другие формы активности, например пищевое поведение, чистку шерсти. Исследовательское поведение во многом зависит от степени голода, испытываемого животным. Обычно голод уменьшает исследовательскую активность, но голодные млекопитающие (крысы) заметно чаще, чем сытые, покидают привычную обстановку и уходят на исследование новых территорий.

Исследовательское поведение тесно связано и с внутренним состоянием животного. Эффективность исследовательских реакций зависит от того, что животное на основании своего опыта считает знакомым. Также от внутреннего состояния зависит, вызовет ли один и тот же раздражитель страх или исследовательскую реакцию. Иногда с исследовательским поведением вступают в конфликт и другие типы мотиваций.

Исследовательское поведение может быть очень устойчивым, особенно у высших млекопитающих. Например, крысы могут исследовать незнакомый объект в течение нескольких часов и, даже находясь в знакомой обстановке, проявляют поисковое поведение, которое может дать им возможность что-то исследовать. Некоторые ученые считают, что исследовательское поведение отличается от остальных форм поведения тем, что животное активно ищет усиления стимуляции, однако это не совсем так, потому что и пищевое, и половое поведение включают в себя поиск завершающих раздражителей, что сближает эти формы поведения с исследовательским.

Исследовательское поведение направлено на ликвидацию несоответствия между моделью знакомой ситуации и центральными следствиями восприятия новой. Это сближает его, например, с гнездостроением, которое также направлено на ликвидацию несоответствия между раздражителями в виде законченного и незаконченного гнезда. Но при исследовательском поведении несоответствие ликвидируется не из-за изменения раздражителей, а вследствие перестройки нервной модели, после которой она начинает соответствовать новой ситуации. В этом случае раздражители теряют свою новизну, и исследовательское поведение будет направлено на поиск новых раздражителей.

Исследовательское поведение, присущее высокоразвитым животным, является важной ступенью перед научением и развитием интеллекта.

Тема 4
Научение

4.1. Процесс научения

Психическая деятельность любого животного, многообразие форм его поведения неразрывно связаны с таким процессом, как *научение.*

Все компоненты поведения формируются под влиянием двух аспектов, каждый из которых бесспорно важен. Во-первых, большое значение имеет видовой опыт, который

закрепляется в процессе эволюции вида, и передается конкретной особи в генетически фиксированной форме. Такие компоненты поведения будут инстинктивными и врожденными. Однако существует и второй аспект – накопление индивидуального опыта особи в процессе ее жизни. При этом приобретение особью опыта происходит в довольно жестких видотипичных рамках.

Г. Темброк выделяет две формы накопления особью индивидуального опыта: облигатное и факультативное. В процессе *облигатного* научения особь приобретает индивидуальный опыт, который не зависит от условий ее жизни, а необходим для выживания любому представителю данного вида. К *факультативному* научению относятся индивидуальные приспособления, которые приобретает конкретная особь в зависимости от условий ее существования. Этот компонент поведения животного наиболее гибок, он помогает перестроить видотипичное поведение в конкретных условиях данной среды. При этом в отличие от облигатного научения факультативное научение будет отличаться у разных особей одного вида.

Инстинктивное поведение может подвергаться изменениям в *эффекторной сфере* (двигательные реакции), *сенсорной сфере* (восприятие сигналов) или в обеих сферах поведения одновременно (последний вариант встречается чаще всего).

Если научение захватывает рабочий орган, чаще всего происходит перекомбинация врожденных двигательных элементов поведения, однако могут возникать и новые двигательные элементы. Как правило, такие двигательные элементы формируются на ранних этапах онтогенеза, например подражательное пение молодых птиц. У млекопитающих подобные приобретенные реакции играют одну из основных ролей в процессе познавательной и исследовательской деятельности, в развитии интеллекта.

В случае, если научение происходит в сенсорной сфере, животное овладевает новыми сигналами. Приобретение особью таких новых значимых сигналов позволяет расширить ее способности к ориентации в окружающей среде. Первоначально эти сигналы практически безразличны для животного, в отличие от биологически значимых ключевых раздражителей, однако со временем, в процессе накопления особью индивидуального опыта, изначально почти безразличные сигналы приобретают сигнальное значение.

В процессе научения особь избирательно выделяет из окружающей среды отдельные компоненты, которые из *биологически нейтральных* становятся *биологически значимыми.* Основой для этого служат различные процессы в высших отделах центральной нервной системы, которые определяются действием как внутренних, так и внешних факторов. Происходит *афферентный синтез* (синтез воспринятых раздражений), затем раздражения сравниваются с информацией, которая была воспринята ранее и сохранена в памяти. В итоге у особи появляется готовность к выполнению определенных ответных действий на раздражители. После их совершения в центральную нервную систему по принципу обратной связи поступает информация о результатах произведенных действий. Эти сведения анализируются, на основе чего происходит новый афферентный синтез. Таким образом, в центральной нервной системе не только заложены врожденные, инстинктивные программы поведения, но и постоянно формируются новые, индивидуальные программы, на которых и основан процесс научения.

Из сказанного следует, что процесс научения очень сложен, в его основе лежит формирование программ предстоящих действий. Такое формирование является результатом комплекса процессов: сопоставления внешних и внутренних раздражителей, видового и индивидуального опыта, регистрации параметров совершенного действия и проверки результатов этих действий.

Значение процесса научения. Процессы научения наиболее важны для животного на ранних этапах поискового поведения. Наследственно закрепленные поведенческие программы не могут учитывать всего многообразия ситуаций, в которых окажется особь, поэтому она может рассчитывать только на собственный опыт. При этом чрезвычайно важна своевременная ориентация животного в условиях изменчивых факторов среды. Оно должна

быстро и правильно выбрать эффективный способ действия уже на начальном этапе поведенческого акта. От этого будут зависеть быстрота и легкость достижения завершающей фазы акта. Таким образом, в инстинктивное поведение особи неизбежно должны встраиваться приобретенные элементы.

Такое встраивание наследственно закреплено, поэтому можно говорить о видотипичности пределов научения. Процесс научения имеет определенные, генетически закрепленные, рамки, за пределами которых особь не может ничему научиться. У высших позвоночных эти рамки могут быть значительно шире, чем необходимо в конкретных условиях их жизни. Благодаря этому высшие животные имеют возможность изменять свои поведенческие реакции в экстремальных условиях, их поведение становится более гибким. В отличие от них, у низших животных способности к научению чрезвычайно малы, в основном их поведение определяется наследственно закрепленными реакциями. Таким образом, широта диапазона научения может быть показателем психического развития животного. Чем шире рамки, в пределах которых особь может осуществлять поведенческие реакции, тем более она способна к накоплению индивидуального опыта, тем лучше скорректировано ее инстинктивное поведение и тем более лабильной будет поисковая фаза ее поведения.

Врожденное поведение и способности к научению эволюционно связаны между собой. В процессе эволюции инстинктивное поведение постоянно усложняется, что требует широких рамок способности к научению. Расширение этих рамок позволяет сделать врожденное поведение более гибким, а значит, поднимает инстинктивное поведение на более высокую ступень развития. Процесс эволюции охватывает не только само содержание инстинктивного поведения, но и возможности его обогащения индивидуальным опытом. На низших этапах эволюции возможность научения ограничена и проявляется лишь в таких явлениях, как привыкание и тренировка.

В процессе *привыкания* постепенно исчезает ответная реакция на многократно повторяющееся раздражение, не имеющее биологической значимости. Этому процессу противоположен процесс *тренировки,* в ходе которого происходит совершенствование инстинктивного действия, обусловленное накоплением индивидуального опыта.

Примитивные, простейшие формы поведения не исчезают в процессе эволюции, они сменяются более сложными формами. Часто на элементарные формы поведения наслаиваются другие формы, в результате чего первые приобретают сложность и лабильность. Так, процесс привыкания, который проявляется уже у простейших, можно наблюдать в усложненном виде у высших позвоночных. Например, опыты Р. Хайнда на мышах показали, что реакции этих животных на многократные неподкрепленные акустические сигналы ослабевают с разной быстротой. Однако различия в привыкании определяются не только разной интенсивностью стимулов (как у низших животных), но и индивидуальной изменчивостью самого процесса привыкания у высших животных.

Навыки. В процессе эволюционного развития в поведении животных появляется качественно новый компонент научения – *навык.* Навык является центральной формой факультативного научения. По мнению российского психолога А.Н. Леонтьева (1903–1979, «Проблемы развития психики», 1959; «Развитие памяти», 1931), если рассматривать навыки как любые связи, которые возникают в процессе приобретения индивидуального опыта, это понятие становится слишком нечетким и не может быть использовано для строгого научного анализа. Таким образом, понятия «навык» и «научение» надо строго разграничивать.

Способность к выработке навыков проявляется на определенном уровне эволюционного развития животного. Решающим для формирования навыка будет успешность выполняемых двигательных действий, а также подкрепление этих движений положительным результатом. Научение может происходить на основе информации, которую особь самостоятельно получила при активном поиске раздражителя или в процессе общения с другими особями. К последнему варианту относятся процесс подражания и разнообразные процессы обучения.

Важно отметить, что навык формируется в результате *упражнения.* Для того чтобы он

сохранился, необходима постоянная тренировка, это позволит усовершенствовать навык. При отсутствии систематической тренировки навыки постепенно разрушаются.

Для изучения навыков существует множество специальных методов: метод лабиринта, метод проблемного ящика (проблемной клетки), метод обходного пути (подробнее об этих методах см. 1.2.) Отличительной их чертой является то, что животное для решения определенной задачи должно выбрать определенный сигнал или способ действия. При использовании метода лабиринта основой формирования навыка для животного будет запоминание объекта и пути к нему. При многократном повторении опыта в одних и тех же условиях животное будет пробегать расстояние до пищевого объекта постоянным, кратким путем. В этой ситуации навык нахождения пищи в лабиринте становится стереотипным и доходит до автоматизма. В целом стереотипность вообще свойственна наиболее примитивным навыкам. Большая пластичность характерна для таких навыков только на начальных этапах образования. Напротив, навыки высших порядков отличаются довольно значительной пластичностью на всех стадиях формирования.

Методы выработки навыков. Существует два метода экспериментальной выработки навыков: метод американского психолога-бихевиориста Б.Ф. Скиннера («Поведение организмов», 1938) *(оперантное,* или *инструментальное, обусловливание)* и классический метод И.П. Павлова.

При выработке условных рефлексов по методу Павлова животному изначально предлагается выполнить определенные движения, которые оно должно совершить, чтобы получить подкрепление. При методе Скиннера животное должно самостоятельно найти эти движения, возможно, путем проб и ошибок. Примером может послужить эксперимент с крысой, которую помещают в клетку. Пищевое подкрепление она получит лишь в том случае, если случайно нажмет планку, закрепленную у стенки клетки. При этом в нервной системе крысы образуется временная связь между случайным нажатием планки и появлением кормушки. Можно и значительно усложнить эксперимент: дать животному возможность выбрать одно из двух действий, которые приведут к разным, противоположным, результатам. Например, при нажатии на педаль в клетке попеременно включается обогреватель и выключается вентилятор или наоборот. Крыса, таким образом, может регулировать температуру в клетке.

При павловском методе ответная реакция строго следует за стимулом, а безусловное подкрепление связывается с условным стимулом благодаря образованию условно-рефлекторной связи. При инструментальном обусловливании первоначально производится ответная реакция (движение), которое подкрепляется без условного сигнала. Потребность в подкреплении побуждает животное к определенной реакции на педаль, оно корректирует свое поведение в соответствии с восприятием педали. Именно это восприятие и выполняет роль условного раздражителя, поскольку действие педалью приводит к пищевому подкреплению (биологически значимому результату). Если такая временная связь не устанавливается, педаль не имеет для животного сигнального значения.

При выработке рефлексов по методу Павлова учитывается начальная фаза поведенческого акта – *фаза ориентации животного.* Животное учится, при каких внешних условиях, когда оно должно произвести определенное движение, т. е. осуществляется ориентация во времени. Кроме того, животное должно сориентироваться и в пространстве: найти педаль, научиться пользоваться ею. Все эти моменты не учитываются при инструментальном обусловливании.

Методика И.П. Павлова позволяет качественно проанализировать ориентацию животного по компонентам среды. Однако при изучении процессов научения нельзя ограничиваться только этой методикой, потому что выработка навыков не идентична выработке классических условных рефлексов.

Дрессировка – одна из форм выработки навыков у животного. В отличие от инструментальной выработки навыков, когда животное имеет максимальную возможность проявить самостоятельность, при дрессировке осуществляется строгий контроль над

формированием навыков. Перед животным уже не ставится задача самостоятельного поиска способа действия для достижения результата – напротив, в ходе постоянной тренировки устраняются нежелательные действия, а требуемые движения подкрепляются. Результатом дрессировки являются сложные и прочные двигательные реакции, которые выполняются животным в ответ на команду человека. Подкрепление при дрессировке может быть как *отрицательным* (болевое воздействие за неправильное действие), так и *положительным* (пищевое подкрепление). Может применяться и *смешанный метод,* при котором неправильные действия наказываются, а правильные – поощряются. Использование дрессировки в исследовании навыков животного определяется четкостью условий, в которые оно ставится, а также возможностью максимально точного учета сигналов, подаваемых дрессировщиком.

Дрессировка – сложный процесс, она не является цепью условных рефлексов. Наибольшая трудность, с которой сталкивается исследователь, заключена в том, чтобы животное поняло, чего ждет от него дрессировщик. Ожидаемые действия должны быть видотипичны для животного, однако в данных условиях могут быть непривычными для него.

Теория дрессировки разработана советским зоопсихологом М.А. Герд. Процесс дрессировки предлагалось разделить на три этапа: наталкивание, отработка и упрочение.

На этапе *наталкивания* дрессировщик должен заставить животное выполнить требуемую систему действий. Примером может послужить известный цирковой номер, при котором животное (например, собака) раскатывает ковер. При дрессировке собаки человек демонстрирует ей кусочек лакомства, стоя возле свернутого в трубку ковра, но не дает схватить пищу. Животное приходит в возбуждение, начинает оживленно подскакивать на месте, лаять, перебирать передними лапами. При этом любые случайные прикосновения собаки к ковру подкрепляются небольшими кусочками лакомства. Постепенно собака специально станет касаться лапами ковра, чтобы получить подкрепление, у нее сформируются нужные для номера движения лапами по ковру. Впоследствии все эти движения тщательно отрабатываются, уточняется их направленность.

На этом этапе дрессировки можно действовать тремя методами. Первый метод – метод *непосредственного наталкивания,* когда дрессировщик заставляет животное двигаться за привлекательным для него объектом (например, пищей). Второй метод – *косвенное наталкивание:* дрессировщик провоцирует движения, не направленные на приманку, но вызываемые возбуждением животного. Таким методом формируются манипуляционные действия конечностей: перенос предметов, обхватывание, толкание и другие. При методе *сложного наталкивания* у животного сначала вырабатывается навык, а затем в другой ситуации его заставляют применять этот навык по-другому. Например, вначале морского котика обучают сбрасывать мяч в руки дрессировщику. Затем дрессировщик на несколько мгновений прячет руки за спиной. Котик вынужден задержать мяч на носу, потому что получает подкрепление только после попадания мяча в руки дрессировщика. Постепенно длительность удержания морским котиком мяча увеличивается, а в итоге создается цирковой номер с балансированием мячом.

На втором этапе дрессировки – этапе *отработки* – дрессировщик сосредоточивает усилия на том, чтобы избавиться от лишних движений животного, которые сопровождают необходимые действия. Особенно это касается всевозможных ориентировочных реакций, вызванных новой для животного ситуацией. Когда лишние движения устранены, первичная система действий «отшлифовывается», необходимые движения делаются достаточно четкими и длительными, подбирается удобная сигнализация для управления действиями животного. При этом реакция на пищевое подкрепление должна заменяться реакцией на сигнал дрессировщика (например, звук свистка).

На этапе отработки также применяются приемы наталкивания. Например, правильная осанка животного, стоящего не задних лапах, может быть зафиксирована поднятием приманки над его головой. С помощью этих приемов осуществляется выработка искусственной сигнализации.

Последний этап дрессировки – этап *упрочения.* На этом этапе усилия сосредоточиваются на закреплении приобретенных навыков, а также обеспечивается их обязательное воспроизведение в ответ на сигнал. Наталкивание здесь уже не применяется. Пищевое подкрепление производится не после каждого навыка, а по окончании всего комплекса действий. В результате навыки приобретают форму стереотипной реакции, когда конец одного действия является началом второго, и т. д.

Таким образом, искусственная выработка навыков у животных – очень сложный процесс, хотя он бесспорно уступает по степени многоплановости формированию навыков у животных в естественных условиях.

4.2. Роль познавательных процессов в формировании навыков

Известные зоопсихологи Г. Спенсер, К. Ллойд-Морган, Г. Дженнингс и Э. Торндайк в результате исследований, проводимых в середине XX в., пришли к выводу, что процесс формирования навыков осуществляется путем «проб и ошибок». При этом имелось в виду формирование навыков как в отношении ориентации среди компонентов среды, так и в отношении формирования новых сочетаний движений. У животного выбираются случайные действия, которые привели к успешному результату, и закрепляются. Действия, которые не приводят к успеху, постепенно отсеиваются и не закрепляются, а «удачные» действия, многократно повторяясь, формируют навыки. Таким образом, в концепции «проб и ошибок» утверждается, что все действия совершаются стихийно и беспорядочно, животное при этом оказывается как бы пассивным по отношению к компонентам среды.

Однако образование навыков как процесс требует активности животного, избирательного отношения к компонентам окружающей среды. В 1920-е гг. у концепции «проб и ошибок» появились противники – американский психолог-необихевиорист Э. Толмен (1886–1959; «Целенаправленное поведение у животных и человека», 1932), русский физиолог В.П. Протопопов (1880–1957) и другие ученые. Они были не согласны с представлениями о хаотичности и ненаправленности движений животных при решении задач. По их представлениям, навыки формируются в процессе активной ориентировочной двигательной деятельности животного. Животное проводит анализ ситуации и активно выбирает те действия, которые соответствуют достижению цели. Иными словами, возникающие движения адекватны цели. Решающим фактором здесь будет не случайный выбор, а активный двигательный анализ. Эти взгляды имеют и экспериментальное подтверждение. Опыты ученых И.Ф. Дэшиелла, К. Спенса и В. Шипли, проводимые в середине XX в., показали, что крыса при попадании в лабиринт чаще заходит в тупики, расположенные по направлению к цели (пищевой приманке), чем расположенные в обратном направлении. Вначале крыса проводит первую двигательную ориентировку в лабиринте, а на ее основе создает схему передвижения, т. е. действия ее не случайны. Таким образом, при выработке навыков в результате первичной активной ориентировки у животных возникают направленные действия.

Эти данные позволили польскому зоопсихологу И. Кречевскому выдвинуть предположение о том, что животное руководствуется при решении разнообразных задач своего рода «гипотезами». Особенно ярко они проявляются, если перед животным стоит задача, заведомо не разрешимая для него. Например, животное помещено в лабиринт, двери в котором закрываются и открываются без всякой системы и последовательности, хаотично. В этом случае, по представлениям Кречевского, каждое животное строит свою «гипотезу» и многократно проверяет ее. Если после повторения действий «гипотеза» не приводит к решению, животное отказывается от нее и строит другую, которую также проверяет, и т. д. В подобной ситуации каждое животное независимо от изменяющихся внешних условий ведет себя одинаковым образом. При опытах на крысах в лабиринте с хаотично закрывающимися проходами каждое животное действовало в соответствии со своей «стратегией». Одни крысы

чередовали повороты направо и налево с четкой регулярностью. Другие вначале на каждой развилке сворачивали направо, а когда это не приводило к успеху, начинали постоянно сворачивать налево. Таким образом, в постоянно меняющихся условиях животные как бы пытались выявить определенный принцип и действовать согласно ему. Кречевский пришел к выводу, что этот абстрактный «принцип» обусловлен внутренней «настройкой» животного.

Кречевский обратил внимание на сложность поведенческих реакций животного на начальном этапе решения задачи – в этот период особенно ярко проявляется роль исследовательского поведения. В его концепции сделан акцент на активное поведение животного, проявление им инициативы. Кроме того, концепция Кречевского подчеркивает роль внутренних факторов, и прежде всего психического настроя животного, в выборе действий для решения стоящей перед ним задачи.

Концепция «проб и ошибок» опровергается некоторыми опытами и экспериментами. Например, известны опыты с применением *«латентного обучения».* Их суть состоит в том, что животному дается возможность до начала опыта ознакомиться с устройством экспериментальной установки. При этом особенно важно, чтобы ознакомление происходило активно, т. е. животное имело возможность немного побегать в установке. Следует отметить, что ориентировочное поведение крысы, впервые попавшей в установку, в отсутствие подкрепления служит только накоплению опыта. Когда крысу помещают в установку до начала опыта, она еще не видит перед собой никакой цели, так как отсутствует пищевое подкрепление (положительный стимул) или болевое воздействие (отрицательный стимул). При таком первичном осмотре лабиринта у разных животных может существенно различаться характер восприятия предметов: одни крысы будут пользоваться преимущественно зрительными стимулами, другие – обонятельными. Индивидуальные особенности в целом являются признаком процесса научения, так как инстинктивные компоненты поведения консервативны и неизменны. Если сравнивать скорость образования навыков у животного, которое помещают в лабиринт непосредственно перед экспериментом, и у животного, которое активно ознакомилось с лабиринтом, она будет намного меньше у второго животного.

Все эти эксперименты убедительно доказывают, что для успешного возникновения навыка необходима активная познавательная деятельность животного в качестве предпосылки. Именно этот познавательный процесс и определяет природу навыка.

А.Н. Леонтьев предложил критерий для отделения навыка от других форм научения. Этот важнейший критерий он назвал «операцией». *Операция*— компонент деятельности животного, отвечающий условиям, в которых дан побуждающий эту деятельность предмет. Леонтьев предложил считать навыками только закрепленные операции. Выделение операции в двигательной активности животного указывает на то, что это настоящий навык.

Примером выделения операции может послужить опыт с использованием метода обходного пути, который провели А.В. Запорожец и И.Г. Диманштейн. В аквариуме с водой устанавливали поперечную перегородку из марли, а сбоку оставляли узкий проход, через который может проплыть подопытная рыба. В одну часть аквариума помещали рыбу, а в другую часть, отделенную перегородкой, – пищевую приманку для нее (например, мотыля). Рыба могла захватить приманку, лишь обойдя перегородку, это происходило после того, как ей не удавалось подплыть к пище напрямую. Во время поиска пути, который приводил ее к приманке, подопытное животное производило определенные двигательные действия.

В этой локомоторной деятельности Леонтьев предлагает увидеть два компонента. Первый – это направленная деятельность, которая возникает под влиянием свойства самого предмета, побуждающего деятельность, т. е. запаха мотыля, его вида. Второй компонент локомоторной реакции—деятельность, связанная с воздействием преграды, т. е. с условиями, в которых дан побуждающий деятельность предмет. Эта деятельность и будет согласно терминологии Леонтьева операцией.

После того как подопытная рыба усвоит обходной путь к приманке, т. е. выработается двигательный навык, преграду из аквариума убирают. Однако рыба станет в точности

повторять свой путь в обход преграды. Со временем путь будет выпрямляться. Таким образом, воздействие преграды в этом опыте прочно связано с воздействием приманки, оба этих компонента выступают слитно и неразрывно, приманка не отделяется от перегородки и наоборот. Следовательно, в этой ситуации операцию можно выделить только условно, она еще не отделима от других компонентов двигательной реакции.

Этот пример с рыбой является примером *автоматизированного навыка* – навыка, который еще находится на очень низком уровне развития. В данном случае познавательный аспект формирования навыка чрезвычайно слаб, поэтому траектория пути к приманке становится настолько сильно закрепленной, что сохраняется даже после устранения препятствия. Для того чтобы сформировался сложный навык, его познавательный компонент должен быть очень велик. Дня навыков высшего уровня у высших позвоночных животных характерно то, что операциячетко выделяется и играет чрезвычайно важную познавательную роль. Однако это вовсе не означает, что примитивные навыки у них отсутствуют, не имеют значения для накопления индивидуального опыта. Уровень формирующегося навыка зависит от биологии вида и от той ситуации, в которой перед животным возникла задача.

Познавательный аспект навыка проявляется в способах преодоления преграды. При анализе формирования навыков преграда понимается не только как непосредственное физическое препятствие, которое преграждает путь к побуждающему объекту. Преградой при решении стоящей перед животным задачи является л/обЪе препятствие на пути к цели независимо от ее природы. Это экспериментально доказал В.П. Протопопов. Его исследования показали, что абсолютно любые двигательные навыки у животных образуются через преодоление определенной «преграды», причем именно ее характер и природа определяют содержание сформированного навыка. По мнению Протопопова, стимул оказывает на формирование навыка лишь динамическое влияние, т. е. определяет скорость и прочность его закрепления. Преодоление преграды является важным элементом формирования навыка не только при выработке его методом обходного пути, но и при использовании для этой цели других методов, например метода лабиринта и метода проблемного ящика.

Большое внимание познавательным аспектам формирования навыков уделял венгерский зоопсихолог Л. Кардош. Он особо подчеркивал, что животное при обучении в лабиринте обогащает свои знания и у него накапливается значительный запас полезной информации. Кардош так писал об этом: «...в начале лабиринта животное в памяти... видит дальше стен, закрывающих его поле ощущений; эти стены становятся как бы прозрачными. В памяти оно „видит“ цель и наиболее важные с точки зрения локомоции (перемещения. – *Авт.)* части пути, открытые и закрытые двери, разветвления и прочее, «видит» точно так и там, где и как оно видело и в действительности во время обхода лабиринта».[12]

Наряду с этим Кардош четко определил границы познавательных возможностей животного при решении задач. Здесь, на его взгляд, имеются две возможности: локомоторное и манипуляционное познавание. При *локомоторном* познавании животное изменяет свое пространственное положение в среде, не изменяя при этом саму среду. При *манипуляционном* познавании происходит активное изменение среды животным.

Манипуляционное познавание осуществляется при формировании инструментальных навыков. Кардош провел исследования, в которых показал, что животное (в опыте – крысу) можно научить выбирать в лабиринте разные пути, приводящие к одной точке, а затем двигаться дальше по-разному, например в одну или в другую сторону. Это может служить примером локомоторного познавания. Однако, по Кардошу, никакое животное (кроме человекообразных обезьян) нельзя обучить тому, что в зависимости от выбора одного из двух путей передвижения произойдут вполне определенные изменения в окружающей среде.

---

[12] Кардош Л. Некоторые проблемы сравнительно-психологического анализа процесса учения //Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis. Sect. Paedagogica et Psychologica. T. 1. Budapest, 1970. P. 15.

В эксперименте, например, пищу заменяли другим подкреплением – водой. Л. Кардош пишет: «...человек же удивился бы, найдя в одном и том же месте разные предметы, когда он подходил справа и слева, но он обучился бы после первого же опыта. Развитие именно здесь делает скачок... Человек полностью может освободиться от направляющего воздействия пространственного порядка, если временно-причинные связи требуют другого».[13]

4.3. Научение и общение. Подражание у животных

Роль подражания в формировании поведения у высших животных трудно переоценить. Явление подражания не всегда относится к процессу научения, оно может принадлежать и к инстинктивному поведению. Примером такого подражания может послужить *аллеломиметическое поведение* (взаимная стимуляция), когда выполнение действий (видотипичных) одними животными побуждает других к выполнению таких же действий (например, одновременный сбор пищи). При этом определенный род действий, присущий всем особям вида, поощряется.

Научение путем подражания получило название *«имитационное научение».* Суть этого процесса состоит в том, что у животного индивидуально формируются новые формы поведения путем непосредственного восприятия действий других животных. Иными словами, в основе такого научения лежит общение с другими особями. Имитационное научение можно разделить на облигатное и факультативное.

В процессе *облигатного* имитационного научения его результат целиком укладывается в рамки определенного видового стереотипа. Путем подражания особи учатся выполнять жизненно важные действия. Все эти действия присущи обычному поведенческому «репертуару» вида. Облигатное научение наиболее характерно для молодых животных. Примером может служить формирование защитной реакции на хищника в виде бегства у молодняка стайных видов рыб. При этом они подражают поведению взрослых рыб, например при виде поедания хищником других членов стаи. По мнению Л.А. Орбели, такое имитационное поведение чрезвычайно важно, «оно служит главным охранителем вида, ибо громадное преимущество заключается в том, что зрители, присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности».[14]

Облигатное имитационное научение служит также важным элементом реакции следования и распознавания молодняком млекопитающих пищевых объектов. Молодые особи таких животных, как птицы и человекообразные обезьяны (шимпанзе), приобретают путем облигатного имитационного научения опыт в гнездостроении.

Простейшее *факультативное* имитационное научение проявляется в имитации движений, не присущих данному виду. При этом имитация происходит на основе аллеломиметического стимулирования. Например, при содержании человекообразных обезьян в условиях, когда животные могут постоянно контактировать с людьми, обезьяны начинают производить разнообразные действия с предметами быта, имитируя действия человека. Это поведение уже не будет видотипичным: формируются новые приемы манипуляционной активности. Такие действия получили название «невидотипичное имитационное манипулирование».

При факультативном имитационном научении решение задач происходит в более сложной форме. Одно животное выполняет определенные действия по решению задачи,

---

[13] Кардош Л. Некоторые проблемы сравнительно-психологического анализа процесса учения //Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis. Sect. Paedagogica et Psychologica. T. 1. Budapest, 1970. P. 15.

[14] Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.

другое (животное-зритель) лишь наблюдает за его действиями, а навык вырабатывается у него в ходе наблюдения. Способность к такому научению отмечена у разных млекопитающих: крыс, собак, кошек, низших и человекообразных обезьян, однако особенно важную роль играет оно у последних. На основе наблюдений в природе А.Д. Слоним сделал вывод о том, что формирование условных рефлексов в обезьяньем стаде происходит преимущественно на основе подражания.

Но не все навыки могут образовываться у животных путем факультативного имитационного научения. Таким способом не формируются инструментальные навыки. Это подтверждают опыты американского исследователя Б. Б. Бека. В его опытах были использованы павианы, которые наблюдали за использованием сородичами орудий при решении задач. Павианы-зрители не приобрели инструментальных навыков, однако они чаще и интенсивнее, чем до этих опытов, совершали манипуляции орудиями, за использованием которых наблюдали. Этот пример доказывает, что при выработке сложных навыков в условиях общения важную роль играет аллеломиметическое поведение и невидотипичное имитационное манипулирование.

Подражание захватывает также область сигнализации и коммуникации. Примером может служить звукоподражание птиц. В этом случае происходит стимуляция видотипичной акустической сигнализации (например, такие явления, как «хоры» птиц). Подражание птиц чужим звукам и песням можно определить как невидотипичное имитационное манипулирование. Освоение птенцами видотипичных звуков путем подражания пению взрослых особей относится к облигатному имитационному научению.

К исследованию процесса подражания у животных может быть применено два принципиально различных подхода.

1. При изучении *амеломиметжеского* поведения животные изолируются друг от друга и обучаются раздельно, лишь затем их сводят вместе. Животных можно обучить реагировать на один и тот же сигнал по-разному, добиваясь при этом противоположной реакции. После сведения животных и предъявления им этого сигнала можно выяснить, что преобладает у данной группы животных: взаимная стимуляция или результаты обычного научения каждого животного. Результаты позволят судить о силе аллеломиметической реакции у данных животных, т. е. о силе подражания.

2. Если изучается *имитационное* научение, животным с начала экспериментов обеспечивается общение. При этом одна особь (животное-актер) обучается исследователем за определенное подкрепление на глазах у остальных особей (животные-зрители). О факультативном имитационном научении можно говорить в случае, если особи, которые не обучались экспериментатором и не получали за решение задачи поощрения, научатся решать эту задачу правильно и без собственных упражнений, на основе лишь наблюдения. Например, когда обезьянам кидают один банан, его всегда получает вожак стаи. Однако вскоре на определенный сигнал начинают собираться все особи стаи, хотя банан по-прежнему получает только вожак. Таким образом формируются навыки у всех животных («зрителей»), что помогает решить задачу и в отсутствие вожака («актера»).

Явления подражания в естественных условиях среды довольно тесно и сложно переплетаются с внутригрупповыми отношениями животных. Так, в сообществах, помимо взаимного стимулирования к совместному выполнению определенных действий, существует и противоположный фактор – подавление «доминантными» особями действий остальных членов сообщества. Например, в описанном выше опыте обезьяны боялись даже подойти к установке, в которую клали банан, а тем более не решались взять его. Однако у обезьян есть и особые, как бы «умиротворяющие», сигналы. Цель этих сигналов – уведомить доминирующую особь (вожака) о готовности остальных членов стаи только наблюдать. Эта возможность обеспечивает осуществление аллеломиметического поведения и имитационного научения.

Научение на разных этапах поведенческого акта. Любая поведенческая реакция животного начинается с внутреннего стимула (потребности). Этот стимул активизирует

животное, побуждает его к началу активной поисковой деятельности. Начальная фаза, само поисковое поведение и завершающая фаза всегда четко генетически фиксированы, однако путь, по которому животное достигнет завершающей фазы поведения, может изменяться. Он зависит от процесса научения, от того, насколько изменчиво поведение животного, в какой степени оно способно к правильной ориентации в условиях изменчивой среды.

У высших животных главным средством достижения завершающей фазы поведенческого акта является факультативное научение. Его успешность зависит от совершенства механизма ориентировки животного в пространстве и во времени. Чем совершеннее эта ориентировка, тем успешнее будет преодоление преграды, т. е. условий, в которых дан объект. Совершенство ориентировочных реакций животного напрямую зависит от уровня его психической деятельности. Наиболее важны здесь высшие психические функции – интеллектуальные возможности. Они придают поведению животного гибкость и вариабельность, тем самым обеспечивая адаптивные возможности поведенческих реакций.

Тема 5
Развитие психической деятельности животных в онтогенезе

5.1. Развитие психической деятельности в пренатальном периоде

Одна из центральных проблем зоопсихологии – вопрос о врожденных и приобретенных компонентах поведения животного. Этот вопрос тесно соприкасается с изучением онтогенеза поведения. Важно оценить, какие элементы поведения передаются особи по наследству (а значит, генетически закреплены), а какие – приобретаются в ходе индивидуального развития. Над этой проблемой работали многие ученые-зоопсихологи, все они высказывали различные мнения о взаимоотношениях элементов поведения в ходе онтогенеза. Так, известный английский зоопсихолог К. Ллойд-Морган писал, что «деятельность, являющаяся результатом координирования 10 % первоначально бессвязных движений, есть новый продукт, и этот продукт есть результат усвоения, приобретения, а не наследуется в качестве определенного, координированного действия. Как скульптор создает статую из куска мрамора, так усвоение создает действие из массы данных случайных движений. Приобретается определенное, координированное, реактивное или ответное действие. Но есть известные действия, которые определены с самого дня рождения, которые наследуются готовыми и сочетание или координирование которых тотчас после рождения уже отличается полным совершенством. Определенность и координирование действий в данном случае не индивидуальны, а заимствованы от предков».[15]

Ученый указывает на тот факт, что многие действия животных могут быть совершены ими без дополнительной информации. Например, птенец водоплавающей птицы смело входит в воду в первый раз. Существовало и противоположное мнение, согласно которому на развитие поведения оказывает влияние только один из факторов (внутренний – инстинкт или внешний – научение). Приверженцами *механистических взглядов* на развитие поведения (без действия внутренних факторов) были Г.Е. Когхилл и Цин Янг Куо, в России – В.М. Боровский. Они считали, что все поведение является результатом только научения, которое происходит у животного, начиная с эмбрионального периода развития. Эта концепция сформировалась в противовес теории об изначальной запрограммированности поведения.

В настоящее время сложилось понимание онтогенеза поведения как *совокупности* взаимодействующих внешних и внутренних факторов, сочетания безусловно– и условно-рефлекторной деятельности. Л.В. Крушинский предложил термин «унитарная реакция» для

[15] Ллойд-Морган К. Привычка и инстинкт. Спб., 1899.

обозначения актов поведения, имеющих сходное внешнее выражение при различных способах формирования. В унитарной реакции объединяются условные и безусловные поведенческие элементы. Такие поведенческие акты направлены к «выполнению определенного акта поведения, имеющего разные пути осуществления и в то же время определенный шаблон конечного исполнения».[16]

Таким образом, унитарные реакции направлены на выполнение одиночного действия, которое имеет приспособительное значение. При этом безусловный и условный компоненты могут находиться в различном соотношении.

Онтогенез поведения тесно соприкасается с морфофункциональными изменениями организма, так как врожденные движения являются функцией «рабочих» органов. Зоолог Б.С. Матвеев показал, что в ходе онтогенеза изменяется отношение организма к факторам среды. Это обусловливает различные формы приспособления особей к среде в процессе индивидуального развития. На ранних стадиях онтогенеза адаптации могут привести к изменениям в морфологической (строение организма) и функциональной (функции организма) сферах. При этом в первую очередь изменяются «рабочие» органы, а затем происходят изменения во всем организме.

На ход онтогенеза поведения оказывает влияние степень *зрелорождения* животного. Данные особенности тесно связаны с историческим развитием вида животных, со средой их обитания и с образом жизни. В зависимости от этого у новорожденных наблюдается разная степень самостоятельности сразу после рождения.

Кроме того, на онтогенез поведения влияют и такие особенности развития животных, как наличие или отсутствие в их жизненном цикле личиночной формы. Зачастую личинка отличается от взрослой особи образом жизни, особенностями передвижения, питания и т. д. Особенно четкие отличия можно наблюдать у беспозвоночных животных, хотя определенные различия отмечаются и у позвоночных. При метаморфозе (превращении личинки во взрослое животное) происходят сложнейшие морфологические и функциональные перестройки организма, которые неизбежно приводят к изменениям в поведении.

К. Фабри предлагает следующую периодизацию онтогенеза поведения:

• ранний постнатальный период;

• ювенильный (игровой) период (выделяется только у животных, которые проявляют игровую активность).

Пренатальный (эмбриональный) период – время развития животного от момента образования эмбриона до рождения (или вылупления из яйца). Поведение животного в этом периоде имеет большое значение для развития поведения в целом. Эмбрионы как позвоночных, так и беспозвоночных животных производят в пренатальном периоде онтогенеза ряд движений («эмбриональные движения»). На данной стадии развития они еще не имеют функционального значения, так как организм не связан в этот период со средой обитания. Однако отмечено, что эмбриональные движения являются своего рода элементами будущих двигательных актов, которые организм осуществляет на более поздних стадиях онтогенеза, – именно тогда эти движения и приобретут адаптационное (приспособительное) значение.

По данным А.Д. Слонима, эмбриональные движения могут оказывать влияние на физиологические процессы, связанные с мышечной деятельностью животного. Они позволяют еще во внутриутробном периоде развития подготовить животное к условиям среды. Такие «тренировочные» движения характерны, например, для детенышей копытных млекопитающих, которые сразу после рождения способны подняться на ноги и быстро передвигаться, следуя за стадом. Способность детенышей осуществлять активную

---

[16] Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности: эволюционные и физиологические аспекты поведения. М., 1986.

деятельность сразу после рождения определяется двигательными упражнениями в пренатальном периоде. Отмечено, что эмбрионы этих животных совершают движения ногами, напоминающие ходьбу. К моменту рождения у животного складывается хорошая координация всех физиологических функций, включая вегетативные (например, регуляция частоты дыхания).

Формирование поведения определяется сложными и разнообразными морфофункциональными сооношениями. Русский зоолог и морфолог, известный своими работами в области сравнительной анатомии позвоночных, И.И. Шмальгаузен (1884–1963, «Пути и закономерности эволюционного процесса», «Факторы эволюции») выделил так называемые «эргонтические корреляции», т. е. соотношения между органами, обусловленные функциональными зависимостями между ними. Имеются в виду типичные функции органов, например функции печени или сердца животного. Шмальгаузен приводит в качестве примера эргонтических корреляций взаимосвязь развития нервной системы и органов чувств. Если удалить у эмбриона какие-либо органы чувств, то элементы нервной системы, которые получают от них информацию, не развиваются в полной мере.

Советский физиолог П.К. Анохин (1898–1974) обратил внимание на взаимную согласованность морфофункциональных изменений (изменений структуры и функций) в онтогенезе. Он писал: «Развитие функции идет всегда избирательно, фрагментарно в отдельных органах, но всегда в крайней согласованности одного фрагмента с другим и всегда по принципу конечного создания работающей системы».[17]

При изучении эмбрионального развития млекопитающих ученый отметил, что отдельные структуры организма развиваются несинхронно. При этом «в процессе эмбриогенеза идет ускоренное созревание отдельных нервных волокон, которые определяют жизненные функции новорожденного, ибо для его выживания „система отношений“ должна быть полноценной к моменту рождения».[18]

Понятие о значении эмбрионального поведения животных для их поведения во взрослом состоянии относительно. Общие закономерности и направление развития функций организма ограничены исторически сложившимися и генетически фиксированными факторами. Однако на развитие эмбриона и его поведенческие реакции оказывают определенное влияние и условия жизнедеятельности взрослого животного.

Эмбриональное научение. В результате изучения поведения животных в эмбриогенезе было отмечено, что оно может включать в себя фрагменты движений, которые влияют на процесс развития животного. С этим связано понятие «эмбриональное научение». В качестве примера можно рассмотреть работы Цин Янг Куо. Этот ученый изучал развитие поведения у куриных эмбрионов. Он показал, что в процессе эмбриогенеза у животных происходит накопление двигательного *«эмбрионального» опыта.* Опыт накапливается за счет *упражнений* зачатков будущих органов. В ходе таких упражнений двигательные функции совершенствуются и получают дальнейшее развитие.

Куо разработал способ, который позволял ему проводить наблюдения за движениями эмбрионов, не нарушая их естественного развития. Ученый делал в скорлупе яйца отверстие, вставлял в него окошко и наблюдал за зародышем. Куо заметил, что куриный эмбрион подвергается воздействию различных факторов как извне, так и возникающих внутри яйца благодаря активности самого эмбриона. Первоначальные движения зародыша пассивны, например движения головы из-за ритмичных сокращений сердца. Первые активные движения эмбрион начинает осуществлять на третий-четвертый день развития. Это движения головы к груди и от нее, которые сопровождаются энергичными открываниями и закрываниями клюва. Некоторые исследователи считают, что таким образом куриный

---

[17] Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.,1980.

[18] Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.,1980.

зародыш учится клевательным движениям. На шестые—девятые сутки такие движения заменяются новыми: теперь голова поворачивается из стороны в сторону. Такая смена движений может быть связана с отставанием роста шейной мускулатуры от роста размеров головы, а также с положением головы зародыша по отношению к скорлупе, расположением желточного мешка, сердцебиением и даже движениями пальцев ног.

В результате после вылупления цыпленок обладает рядом поведенческих реакций, которые были выработаны у него в процессе пренатального развития. При этом реакции вырабатываются не на определенный раздражитель, а на целую группу раздражителей, вызывающих одну поведенческую реакцию. Движения отдельных частей организма еще не разработаны, двигается в основном все тело, причем движения очень неэкономичны. Таким образом, согласно выводам Куо для нормального проявления всех поведенческих реакций животное должно пройти процесс научения, а следовательно, врожденного поведения не существует. Имеются лишь определенные наследственные предпосылки формирования поведенческих реакций, но развиваются эти реакции в зависимости от внешних условий.

Врожденный компонент поведения нельзя полностью игнорировать. В процессе филогенеза накапливается грандиозный опыт вида, он и реализуется в онтогенезе конкретной особи за счет научения. Научение необходимо, потому что онтогенез поведения не может идти только в видотипичном направлении. Он должен быть биологически полезным для любого животного и соответствовать условиям его жизнедеятельности.

Некоторые элементы поведения, однако, проявляются у животного без эмбрионального научения. В этом случае исключается возможность совершенствования функции органа путем упражнений, а само движение развивается исключительно за счет реализации врожденной программы. Примером такой реакции, которая не требует научения, является реакция поиска соска у детенышей млекопитающих и последующие сосательные движения.

У незрелорожденных детенышей (например, у детеныша кенгуру) также проявляются врожденные поведенческие реакции. Новорожденный кенгуру находится на стадии развития, которую можно приблизительно соотнести с эмбрионом высшего млекопитающего. Однако новорожденный кенгуренокуже проявляет целый спектр двигательных реакций и способностей к ориентировке. При этом он выполняет целую последовательность врожденных движений, которые всегда производятся одно за другим. Кенгуренок самостоятельно поднимается к сумке матери, заползает в нее, отыскивает сосок, захватывает его губами. Поскольку эмбриональный период у кенгуренка чрезвычайно короток, он *не мог научиться* даже отдельным актам из этой цепи поведенческих реакций, не говоря обо всей последовательности действий. Есть предположение, что при отыскивании сумки матери детеныш ориентируется на сухость шерсти, по которой он должен ползти. В противоположной стороне шерсть кенгуру, смоченная родовыми водами, влажная. Кенгуренок проявляет *отрицательное гидротаксическое* поведение. Это поведение не могло сформироваться у него внутри родовых оболочек, поскольку там эмбрион находился во влажной среде.

Существовали предположения, согласно которым все поведение животного является только результатом *созревания* врожденных элементов поведения. При этом полностью исключается упражнение органов. У данной точки зрения были свои приверженцы, например американский ученый Л. Кармайкл, который считал поведение практически полностью врожденным. Однако в настоящее время врожденные и приобретенные элементы в онтогенезе поведения не противопоставляются, а воспринимаются как взаимосвязанные элементы.

Ниже дается обзор пренатального развития двигательной активности зародышей разных групп животных.

Беспозвоночные. Известно, что зародыши головоногих моллюсков на ранних стадиях эмбриогенеза вращаются внутри яйца вокруг оси со скоростью один оборот в час. Кроме того, они передвигаются между полюсами яйца. Все движения осуществляются с помощью ресничек. Этот способ передвижения широко распространен среди личинок морских

беспозвоночных.

К концу эмбриогенеза у беспозвоночных некоторые жизненно важные инстинктивные реакции формируются окончательно. Так, мизиды (ракообразные) к моменту вылупления из яиц уже обладают реакцией уклонения от неблагоприятных воздействий. При этом первоначально у эмбриона наблюдаются рефлекторные «вздрагивания» в ответ на прикосновение к икринке.

У морских козочек (морские ракообразные) с 11-го по 14-й день эмбрионального развития наблюдаются спонтанные и ритмичные движения частей эмбриона. Впоследствии на основе этих движений формируются специфические двигательные реакции.

У взрослой дафнии для плавания служат антенны. Антенны эмбриона начинают двигаться на средних этапах эмбриогенеза. Ближе к его окончанию они поднимаются и принимают положение, необходимое для выполнения плавательных движений, а затем начинают двигаться особенно интенсивно. Таким образом, рефлекторный ответ постепенно формируется на основе движений, обусловленных внутренними процессами, а затем связывается с внешними раздражителями.

Рыбы. Аналогично возникают и двигательные реакции рыб. Они развиваются на *эндогенной* основе (т. е. зависят от внутренних процессов в организме). Движения рыб развиваются в зависимости от созревания соответствующих нервных связей. После развития органов чувств на поведение зародыша начинают влиять и внешние факторы, которые сочетаются с врожденными движениями.

Ко времени окончания эмбриогенеза у костистых рыб можно отметить дрожание, подергивание отдельных частей тела, змеевидное изгибание тела и вращение. Непосредственно перед вылуплением у рыб появляются своеобразные «клевательные» движения и изгибание туловища, облегчающие выход из яйцевидной оболочки.

Амфибии. Эмбриональное поведение амфибий в общих чертах сходно с поведением зародышами рыб. Вначале появляются изгибательные движения тела, затем на этой эндогенной основе формируются плавательные движения и движения конечностей.

Интересен ход развития жабы *Eleutherodactylus martinicensis.* Ее личинка развивается внутри яйцевых оболочек, однако выполняет все движения, свойственные головастикам других бес – хвостых амфибий. Вначале у нее появляются общие изгибательные движения тела, затем на их основе формируются плавательные движения. Первоначально они еще соединены с общим изгибанием тела, но через сутки уже можно вызвать одиночные рефлекторные движения конечностей независимо от движений мышц туловища. Позднее в строгой последовательности появляются согласованные движения всех четырех конечностей и развиваются скоординированные плавательные движения. Любопытно и то, что на данном этапе личинка еще ни разу не побывала в водной среде, потому что заключена в яйцевые оболочки.

Для эмбрионов хвостатых амфибий (на примере амбистомы) показано, что они производят плавательные движения задолго до вылупления из икринок. Затем появляются движения ног, типичные для сухопутного передвижения взрослой амбистомы. Л. Кармайкл доказал, что этот механизм созревает без научения. Эмбриона амбистомы вырастили в анестезирующем растворе, зародыш был полностью обездвижен, однако нормально рос и развивался. Эмбриональная тренировка в таких условиях была невозможна, но локомоторные способности выросшей амбистомы были нормально развиты. Это позволило Кармайклу сделать вывод о том, что формирование способности к плаванию зависит только от анатомического развития животного и не нуждается в научении. Этот вывод оспорил польский зоопсихолог Я. Дембовский. Он утверждал, что у подопытных эмбрионов подавлялась возможность накопления двигательного эмбрионального опыта, но соответствующие процессы в нервной системе все равно протекали. Ее функционирование и послужило своего рода упражнением для развития поведения зародыша.

Для доказательства влияния на формирование двигательной активности зародышей внутренних факторов были проделаны опыты на эмбрионах саламандр. Им пересаживали

зачатки конечностей, повернутые в обратную сторону. Если бы процесс определялся эмбриональным научением, то в ходе эмбриогенеза произошла бы коррекция, восстановившая способность саламандры к нормальному поступательному движению. Однако вылупившиеся животные пятились от раздражителей, которые у нормальных особей вызывают реакцию движения вперед.

Таким образом, у низших позвоночных формирование в эмбриогенезе локомоторных движений (движений конечностей) происходит не под решающим влиянием внешних факторов, а в результате эндогенного созревания внутренних структур.

Птицы. Материалом для исследования эмбрионального поведения птиц послужили наблюдения за развитием куриных зародышей. Период инкубации у них длится около трех недель, а двигательная активность начинается примерно на четвертый день инкубации. Вначале она представлена движениями переднего конца тела зародыша, постепенно место двигательной активности смещается на задний конец тела. Несколько позднее начинаются спонтанные самостоятельные движения конечностей, головы, клюва, хвоста и глазных яблок.

Выше уже упоминались работы Ц.Я. Куо, который установил значение эмбрионального научения для развития поведения птиц, отрицая врожденный компонент развития. Куо обратил внимание на следующую закономерность: эмбрион проявляет максимальную двигательную активность именно в тот момент времени, когда начинает двигаться амниотическая оболочка зародыша. Ученый предположил, что именно пульсирующие движения амниона определяют момент начала движений зародыша. Р.В. Оппенгейм на основе экспериментов показал, что здесь существует обратная зависимость: движения зародыша определяют движения амниотической оболочки.

Куо указал и на важную роль изменений в окружающей среде для развития эмбрионального поведения. Например, желток с 11-го дня инкубации надвигается на брюшную сторону зародыша, мешая движениям ног, которые становятся как бы зафиксированными в согнутом положении, одна над другой. После рассасывания желтка та нога, которая расположена выше, получает возможность двигаться, однако вторая по-прежнему скована и начинает проявлять активность, лишь после того как первая нога отодвинется. По мнению Куо, это объясняет тот факт, что вылупившийся цыпленок передвигается не прыжками, а шагает, переставляя ноги попеременно.

Исследования развития эмбрионального поведения птиц проводил и В. Гамбургер со своими сотрудниками. Было установлено, что первые эмбриональные движения куриных зародышей вызываются спонтанными внутренними процессами в нервных структурах. На протяжении первых двух или двух с половиной недель развития на движения зародыша не оказывает практически никакого влияния тактильная стимуляция (прикосновения). Иными словами, на первых этапах эмбриогенеза птиц двигательная активность не возникает в ответ на внешние факторы, а вызывается только факторами внутренними. Эти предположения были подтверждены опытами. В первый день инкубации у куриного зародыша перерезали зачатки спинного мозга, таким образом была нарушена целостность нервных структур зародыша. После этой операции у куриного эмбриона наблюдалось рассогласование движений зачатков передних и задних конечностей, которые в норме должны двигаться синхронно. Однако при этом сохранилась ритмичность двигательных актов, а это означает, что процессы двигательной активности в отдельных участках спинного мозга автономны.

На протекание эмбрионального периода у птиц большое влияние оказывает биология конкретного вида. Особенно важно отметить различия между *птенцовыми* и *выводковыми* птицами. Если у птенцовых вылупление происходит на ранних стадиях развития, то у выводковых – на поздних стадиях, поэтому при сравнении птенцов одного возраста может оказаться, что у выводковой птицы это еще процесс эмбрионального развития, а у птенцовой – постэмбрионального. У выводковой птицы процессы эмбриогенеза более длительные, формирование морфологических структур и поведения начинается еще в яйце, и к моменту вылупления эти параметры уже практически полностью сформированы. Птенцовая птица

вынуждена проходить все эти процессы уже после вылупления.

Млекопитающие. Изучение зародышей млекопитающих затруднено из-за того, что эмбрион развивается в материнской утробе и наблюдения за ним возможны лишь при искусственном извлечении его из организма матери. Такое вмешательство в развитие может отрицательно сказаться как на ходе формирования морфологических структур зародыша, так и на проявлениях двигательной активности.

Эмбриогенез поведения млекопитающих имеет важное отличие от развития поведения зародышей других позвоночных. Двигательная активность у остальных позвоночных (рыб, амфибий, рептилий и птиц) формируется на основе первоначально возникающих общих движений всего зародыша. У млекопитающих же движения конечностей появляются одновременно с такими движениями или раньше. Таким образом, для развития млекопитающих большее значение имеет не эндогенная стимуляция со стороны нервной системы, а раннее развитие в ней чувствительных путей.

Л. Кармайкл наблюдал формирование двигательной активности у зародышей морской свинки и установил следующие закономерности. Первые проявления двигательной активности отмечаются на 28—29-й день после оплодотворения и заключаются в подергивании шейно-плечевого участка тела зародыша. Двигательные реакции достигают максимального развития за несколько дней до родов. У эмбриона формируются адекватные рефлекторные реакции на тактильные раздражители, причем эти реакции могут видоизменяться. Например, однократное прикосновение к участку кожи возле уха вызовет у зародыша рефлекторное подергивание ушной раковины. Если же повторять такие тактильные раздражения многократно, то вначале к месту нанесения раздражения будет приближена конечность, а затем (если продолжать раздражение), начнет двигаться голова и все туловище.

Особенности развития эмбрионов млекопитающих обусловлены и наличием у них плаценты. Благодаря этому органу на развитие зародыша оказывает влияние материнский организм, в первую очередь гуморальным путем (за счет действия биологически активных веществ, прежде всего гормонов). Были проведены эксперименты, в ходе которых на женские зародыши морских свинок воздействовали мужским половым гормоном – тестостероном. Это воздействие привело к изменению у них полового поведения во взрослом состоянии: такие самки проявляли все признаки полового поведения, характерного для самцов морских свинок. Интересно, что воздействие на организм морской свинки тестостероном в постнатальном периоде (после рождения) не оказало такого влияния на их поведение. Таким образом, в эмбриональном периоде половые гормоны влияют на формирование поведения путем воздействия на центральные структуры нервной системы.

Другим примером влияния материнского организма на процесс формирования поведенческих реакций у детенышей млекопитающих могут быть эксперименты с вызыванием состояния стресса у беременных крыс. У таких самок рождались пугливые детеныши, которые проявляли такие особенности поведения независимо от того, какая самка их вскармливала.

Влияние сенсорной стимуляции на двигательную активность эмбриона. Несмотря на то что двигательная активность в эмбриональном периоде может быть вызвана эндогенными процессами (внутренние факторы), большое значение для ее развития имеет и *сенсорная стимуляция* (воздействие стимулов из внешней среды).

На наличие у зародышей наряду со *спонтанными* движениями (обусловленными внутренними процессами) *рефлекторных* движений (в ответ на внешнюю стимуляцию) обратили внимание еще в 1930-х гг. Д.В. Орр и В.Ф. Уиндл. Уже на ранних стадиях эмбриогенеза у куриного зародыша наблюдаются общие движения всего тела в ответ на тактильную стимуляцию. Однако такие реакции проявляются позднее, чем спонтанные. Это связано с тем, что двигательные пути в нервной системе эмбриона формируются раньше сенсорных (чувствительных). Наибольшего развития сенсорная стимуляция достигает на последних стадиях эмбрионального развития. В. Гамбургер объясняет этот факт тем, что в

развитие поведения включаются внешние факторы, которые готовят птенцов к нормальному общению с родителями.

Для зародышей птиц большое значение имеет акустический (звуковой) контакт с родительскими особями, который устанавливается непосредственно перед вылуплением. В этот момент начинают функционировать органы слуха и зрения птенца, он может посылать сигналы во внешнюю среду, которые будут восприняты родительскими особями. Одновременно птенец «учится» распознавать голоса родителей, отличать их от других звуковых сигналов. Установлено, что для этого происходит согласование ритма звуковых сигналов родительской особи и невылупившегося птенца. При этом двигательная реакция вылупившихся птенцов на ключевой раздражитель (звуковой сигнал) является врожденной и сочетается с эмбриональным научением. Такое пренатальное распознавание голосов родительских особей отмечается у кайры, гагарки, гусиных, куликов и многих других птиц.

Немецкая исследовательница М. Импековен проводила эксперименты с птенцами чайки. Она показала, что акустические сигналы, которые птенцы издают перед вылуплением, вызывают у родительских особей переход от насиживания к уходу за птенцами. И напротив, родительские особи издают крики, которые стимулируют развитие у птенцов клевательных движений, в том числе и реакцию «попрошайничества» (см. Тема 2. Инстинкт). Таким образом, здесь имеет место пренатальное накопление опыта.

5.2. Развитие психики животных в раннем постнатальном периоде

Постнатальный период развития организма начинается после его рождения (вылупления из яйца). Рождение – поворотный пункт в развитии животного. Однако между пренатальным и постнатальным периодами существует преемственность, хотя после рождения в развитии организма появляются новые факторы и закономерности. Организм сталкивается с совершенно новой для него средой. В таких *острых* условиях происходит приобретение индивидуального опыта, а также продолжается развитие врожденных форм поведения.

В *раннем постнатальном периоде* закладываются основы поведения взрослого животного, организм приобретает навыки общения с другими особями, а также с изменчивой окружающей средой. По мнению Л.А. Орбели, ранний постнатальный период является наиболее чувствительной фазой онтогенеза особи, когда организм активно реагирует на все влияния среды.

Постнатальный период очень специфичен. Особенно это касается тех видов животных, у которых новорожденные особи отличаются по строению и образу жизни от взрослых животных. Такие отличия наблюдаются у большинства беспозвоночных, а также у ряда низших позвоночных, которые обладают личиночными формами (например, круглоротые – миноги, миксины). В этом случае постнатальное развитие поведения особенно сложно: на основе личиночного поведения происходит созревание качественно отличного от него поведения взрослой особи. Например, у морских брюхоногих моллюсков молодые особи ведут планктонный образ жизни, однако после метаморфоза у взрослых животных проявляются формы придонного движения и питания. Несколько позже у этих животных в полностью сформированном виде проявляется и защитная реакция в виде ухода от врагов. Проводились эксперименты, в ходе которых моллюскам давали возможность приобрести предварительный опыт. Для этого их содержали в воде, в которой раньше плавал хищник. Результаты экспериментов показали, что в этом случае не происходит ускоренного созревания защитной реакции. Таким образом, все реакции моллюска созревают и проявляются в зависимости от развития соответствующих нервных структур.

Большое значение для постнатального периода имеет степень зрелорождения животных. А.Н. Промптов в связи с этим ввел понятие *«ранний биостарт».* Под биостартом он понимал тот момент, когда на животное начинают влиять биологические факторы.

Биостарт будет ранним у незрелорождающегося детеныша, который не может самостоятельно обеспечивать свою жизнедеятельность и зависит в этом от родительских особей. Напротив, у зрелорождающегося детеныша есть способности к самостоятельному выполнению всех функций сразу после рождения. Однако такое «полное» зрелорождение встречается редко, чаще оно выражено в той или иной степени. Например, птенцы турухтана нуждаются в обогреве родителями в течение десяти дней после вылупления, а их движения стано – вятся скоординированными лишь на четвертый день. Но в то же время они уже с первых мгновений могут самостоятельно питаться и проявлять реакцию затаивания.

Л.А. Орбели в своих исследованиях обратил внимание на отличия в развитии поведения у зрело– и незрелорождающихся животных. Зрелорождающиеся детеныши мало подвержены влиянию среды, потому что появляются на свет в уже сформированном состоянии. Условно-рефлекторная деятельность у них уже развита и подвержена только отдельным дополнительным надстройкам и усложнениям. У незрелорождающихся животных к моменту рождения не только не сформированы условно-рефлекторные формы поведения, но даже не развиты некоторые врожденные формы. Такие детеныши более уязвимы кдействию среды, однако, по мнению Орбели, развитие их поведения более выгодно. Они могут адаптировать развитие поведения к изменчивым факторам окружающей среды, поэтому формирование их поведения часто более адекватно среде. Орбели писал: «Эти животные родятся с настолько еще малосформированной нервной системой, что все дальнейшее постнатальное развитие представляет собою сплошную переработку наследственных форм и вновь возникающих условных форм поведения».[19]

Замечено, что животные с наиболее высокоразвитой психикой относятся, как правило, к незрелорождающимся. Они сталкиваются с внешней средой в состоянии, когда их поведение еще не сформировано. Врожденные основы поведенческих реакций у таких животных могут подвергаться изменениям, поэтому их поведение более лабильно. Однако решающее значение в этом вопросе все же имеют способности животных данного вида к накоплению индивидуального опыта. По этим показателям зрело– и незрелорождающиеся животные различаются только сроками приобретения этого опыта.

Инстинктивное поведение. В онтогенезе инстинктивные движения проходят стадии *формирования* и *совершенствования.* Экспериментально этот факт может быть продемонстрирован при изолированном выращивании детенышей с момента рождения. Опыты на птицах и грызунах показали, что у таких животных развиты отдельные двигательные элементы, однако сами поведенческие акты отклоняются от нормы: нарушаются длительность, частота выполнения и скоординированность поведенческих реакций. Жизненно важные движения выполняются, но нарушается их согласованность друг с другом. Таким образом, инстинктивные движения в поведении животных в ранний постнатальный период, безусловно, присутствуют, однако они требуют дальнейшего развития. Например, американский ученый Э. Гесс проводил опыты с цыплятами, которым сразу же после вылупления надевали очки, смещавшие поле зрения на 7 градусов. Через небольшой промежуток времени эти птенцы, как и птенцы в очках с обычными стеклами, клевали по цели более точно, чем при первом ее предъявлении, однако птенцы в искажающих очках продолжали клевать на 7 градусов в сторону от цели. Отсюда следует, что двигательная реакция, связанная с клевательными движениями, является у птиц врожденной, но точность клевков повышается путем приобретения индивидуального опыта. Аналогичные данные получены и для млекопитающих, например обезьян и морских свинок.

Итак, представление о том, что в раннем постнатальном периоде наибольшую роль играет врожденное поведение, верно только применительно к элементарным двигательным реакциям. Инстинктивные акты в целом требуют для своего нормального формирования приобретения индивидуального опыта.

---

[19] Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.

Врожденное узнавание. Важность врожденных форм поведения в раннем постнатальном периоде развития животного прежде всего проявляется в явлении *врожденного узнавания.* В качестве примера можно привести реакцию отыскивания соска у новорожденных детенышей млекопитающих. Они способны ориентировать свои движения по тактильным раздражителям, двигаясь по направлению к прикосновению. Например, новорожденные щенки при прикосновении к их голове начинают ползти вперед, а при прикосновении к боку поворачиваются в сторону стимула.

Значение этого явления для жизнедеятельности животного очень велико. Животное для успеха своей жизнедеятельности должно сразу после рождения суметь сориентировать поведение по отношению к факторам окружающей среды. Особенно это касается таких факторов среды, как пища, материнская или другая родительская особь, другие особи своего вида, враги и т. д. К. Фабри писал: «Врожденное узнавание проявляется во врожденном, не зависящем от индивидуального опыта видоспецифическом избирательном отношении животных к определенным компонентам окружающей среды, признакам объектов, ситуациям, в способности животных биологически адекватно реагировать на некоторые признаки еще незнакомых им объектов или ситуаций...мы имеем здесь дело с врожденной формой ориентации, проявляющейся в полезных для особи (и вида) реакциях на признаки существенных компонентов среды без предварительного научения, с проявлениями *«видовой памяти»»* .[20]

Животное должно узнать биологически значимый элемент среды при первой встрече с ним и адекватно отреагировать на него. Основу врожденного узнавания составляют таксисы (см. 2.3). Ориентация поведения осуществляется по ключевым раздражителям (отдельным признакам биологически значимых объектов), а направление поведения основывается на врожденных пусковых механизмах. Все это в комплексе обеспечивает высокую избирательность врожденного узнавания.

Наряду с процессами, имеющими врожденную основу, большое значение для поведения животного имеет ранний индивидуальный опыт. Приобретение опыта в этот период тесно связано с процессами постнатального научения. Например, если стимул, на который существует врожденное узнавание, часто повторяется, но не имеет биологической значимости для животного, оно постепенно «привыкает» к этому стимулу и перестает на него реагировать. Так, птенцы выводковых птиц обладают врожденной реакцией затаивания на приближение хищника. Первоначально такая реакция следует при появлении в небе любого движущегося предмета, но постепенно птенцы начинают реагировать на объекты избирательно и при виде безопасного стимула, например листа, падающего дерева, не затаиваются. Иными словами, врожденное узнавание *уточняется* путем приобретения раннего индивидуального опыта.

В ходе раннего постнатального научения может изменяться и сигнальное значение ключевых раздражителей. Так, в первые дни жизни молодь осетровых рыб проявляет отрицательный фототаксис, т. е. уплывает с освещенных участков водоема, старается держаться в тени. Однако при переходе к активному питанию у рыб образуются условные рефлексы на свет. В итоге мальки проявляют положительный фототаксис.

Облигатное научение. Иногда врожденное узнавание может изменяться под влиянием включения в работу новых органов чувств. Например, птенцы дрозда после вылупления реагируют на встряхивание гнезда вытягиванием шеи вверх и раскрытием клюва. При этом не имеет значения, каков источник раздражения. После того как у птенцов начинают функционировать органы зрения, такая же реакция начинает проявляться у них и на появление в поле зрения родительской особи. И только через несколько дней после этого птенцы учатся определять точное место приближающейся птицы и вытягивать шею в эту сторону.

---

[20] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

Таким образом, помимо врожденного узнавания, для поведения животных в раннем постнатальном периоде большое значение имеет *облигатное научение,* т. е. все формы научения, которые являются для животного жизненно важными в естественных условиях. Облигатное научение близко к врожденному узнаванию, так как тоже специфично для определенного вида, оно образует с врожденным узнаванием целостный комплекс. Для облигатного научения характерна привязанность к определенным периодам онтогенеза. Такие периоды получили название *чувствительных,* или *сенсибельных.* Эти периоды, как правило, очень кратковременны. Особенно много чувствительных периодов в раннем постнатальном периоде, хотя некоторые из них приходятся на более поздние сроки развития поведения.

Одной из важнейших сфер поведения, в которых облигатное научение имеет большое значение, является формирование пищевого поведения. Прежде всего путем облигатного научения животные учатся распознавать отличительные признаки кормовых объектов. Если предварительный контакт новорожденного животного со съедобным объектом отсутствует, то в дальнейшем распознавание пригодных купотреблению кормов будет затруднено. Кроме того, путем облигатного научения формируются приемы добычи пищи. К ним относятся двигательные реакции, которые связаны с поимкой, захватом, расчленением и поеданием добычи. Эти движения врожденные, однако без научения они проявляются в примитивном, несовершенном виде и должны достраиваться на основе индивидуального опыта. Например, у мангустов есть специфичное движение, которое позволяет им раскалывать яйца с твердой скорлупой при броске их под собственное тело. Это врожденное движение, любой мангуст практически сразу после рождения способен проделать его. Однако для того чтобы подобные движения стали синхронными и эффективными, должно пройти некоторое время обучения и тренировок. Совершенствование врожденных инстинктивных реакций у низших животных, которые не имеют игрового периода в онтогенезе, происходит целиком за счет облигатного научения. У высших же животных для такого развития поведенческих реакций есть особый период – поздний постнатальный (научение в процессе игр).

Облигатное научение как единственный способ совершенствования врожденного поведения характерен для беспозвоночных животных. Доказательством могут служить наблюдения этолога В.Г. Торпа и его сотрудников. Они установили, что если насекомое на личиночной стадии подвергнуть воздействию какого-либо запаха, то взрослое насекомое будет использовать этот запах как ориентир при поиске места, например для откладки яиц. Однако при этом у насекомых сохраняется и таксис к нормальным запахам. Таким образом, наблюдается сочетание хемотаксиса на основе врожденного узнавания (нормальные запахи) и хемотаксиса на основе облигатного научения (запах в экспериментальных условиях).

Факультативное научение. В раннем постнатальном периоде факультативному научению отводится относительно небольшая роль, оно лишь служит дополнением к облигатному научению.

Проводились эксперименты по выяснению сроков формирования компонентов факультативного научения у детенышей разных видов. В ходе экспериментов животному предъявляли искусственный стимул, который не является для этого вида биологически значимым, или обучали его не типичным для данного вида действиям. Например, у крысят в возрасте 20 дней можно выработать реакцию нажимания на рычаг для получения пищевого подкрепления. Примерно в те же сроки появляются способности к факультативному научению у детенышей хищных млекопитающих. Установлено, что эти способности зависят от развития у них кратковременной памяти.

У других незрелорождающихся животных факультативное научение начинается в более ранние сроки. Например, у детенышей низших обезьян можно выработать условную реакцию на звук уже в возрасте трех-четырех дней. При этом важно помнить, что первые условные рефлексы на термические (температурные) и тактильные раздражители начинают формироваться у животных уже в первые дни после рождения, особенно это касается зрелорождающихся животных.

Манипулирование. По К. Фабри, *манипулирование* – это «активное обращение с различными предметами при преимущественном участии передних, реже – задних конечностей, а также других эффекторов: челюстного аппарата, хобота (у слона), хватательного хвоста (у широконосых обезьян), щупалец (у головоногих моллюсков), клешней (у раков) и т. д.».[21]

Прежде всего манипуляционная активность животного проявляется в пищедобывательной и гнездостроительной активности. В этих процессах животное активно взаимодействует с различными компонентами среды, получает информацию о внешней среде; происходит совершенствование двигательных реакций животного.

Манипулирование – высшая форма ориентировочно-исследовательской деятельности животных. В полной мере она проявляется у животного в позднем постнатальном периоде онтогенеза, однако сроки начала манипулирования и его формы зависят от вида животного. Большое значение при этом имеет степень зрелорождения животного.

В раннем постнатальном периоде манипулирование развивается лишь в самой простой форме, особенно если животное относится к незрелорождающимся. Например, щенки до начала работы органов зрения и слуха все время проводят во сне или в поиске соска и сосании. Их первые движения носят манипуляционный характер: они ползают, касаются родителей и своих собратьев, совершают недостаточно четкие движения захвата ртом соска и т. д. По наблюдениям советского зоолога Н.Н. Мешковой, у лисенка раньше развивается манипуляционная активность челюстей, а позднее формируется двигательная активность передних конечностей. Таким образом, отчетливо проявляются взаимоотношения между различными органами, которые могут друг друга «подменять».

Основное направление манипуляционной активности незрелорождающегося детеныша в раннем постнатальном периоде – тело матери. Братья и сестры воспринимаются детенышем пассивно, являясь для него в этот период биологически нейтральными.

Таким образом, познавательное значение манипулирования в раннем постнатальном периоде у незрелорождающихся детенышей невелико. У зрелорождающихся животных органы зрения и слуха функционируют с первых часов жизни. Это позволяет им активно взаимодействовать со средой.

Запечатление. Запечатление (импринтинг) – важный момент раннего постнатального периода онтогенеза. Оно относится к формам облигатного научения, но включает в себя и элементы факультативного научения.

Первые исследования *импринтинга* были проведены Сполдингом. Он проводил наблюдения за поведением цыплят в первые дни после вылупления. Ученый отметил, что в возрасте двух-трех дней цыплята начинают преследовать любой движущийся предмет, т. е. впервые описал явление импринтинга. Однако термин «импринтинг» и первые подробные описания этого явления принадлежат другому этологу, О. Хейнроту (1871–1945, «Птицы средней Европы», 1912).

Хейнрот проводил исследования поведения новорожденных гусят и утят, заложив тем самым основу сравнительного метода в этологии. Он заметил, что если инкубаторных гусят во взрослом состоянии помещали к другим птицам, а до этого за ними ухаживал человек, такие птенцы игнорировали других гусей и всюду следовали за людьми. Из этих наблюдений Хейнрот сделал вывод о том, что для нормальной адаптации гусенка к жизни среди сородичей его необходимо сразу после рождения оградить от контакта с людьми. Для этого гусенка после инкубатора надо поместить в мешок, а затем выпустить к птицам. В этом случае у птенца не произойдет запечатления облика человека, и его поведение не будет нарушено.

Представления Хейнрота были расширены и дополнены наблюдениями К. Лоренца, который отметил такое важное качество импринтинга, как *необратимость.* Лоренц

---

[21] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

проводил исследования поведения птенцов кряквы, голубя, галки и других видов птиц. Он подтвердил мнение Хейнрота о том, что птицы, у которых произошло запечатление облика человека, в дальнейшем будут направлять на него свое половое поведение. В качестве доказательства Лоренц приводит пример из жизни египетской горлицы.

Птица была *импринтирована* на человека, т. е. у нее осуществили запечатление на человека. После этого горлица стала проявлять поведение, связанное с ухаживанием, на человеческую руку. Если рука была расположена определенным образом, горлица делала попытки спаривания с ней. Лоренц отметил, что узнавание объекта запечатления не имеет врожденной основы, хотя само поведение по отношению к объекту наследственно закреплено. Так, в приведенном примере врожденным является ритуал ухаживания как элемент полового поведения, а объект ухаживания зависит от импринтинга. По мнению Лоренца, запечатление привязано к определенному периоду жизни животного – *чувствительному,* а впоследствии направляет его половое, «сыновнее» и социальное поведение.

В качестве объектов импринтинга могут выступать родительские особи, другие детеныши помета, будущие половые партнеры. При этом запечатлеваются типичные признаки особей того же вида или, напротив, внешние признаки врагов. В последнем случае реакция защиты формируется в результате сочетания этих признаков и предостерегающих криков или других элементов поведения родительских особей. Некоторые ученые отмечают, что импринтинг может способствовать формированию реакции на пищевые объекты и характерные для вида места обитания.

Лоренц считал, что запечатлен может быть практически любой предмет, даже в том случае, если он сильно отличается по внешнему облику от самого животного. Например, ученый приводит случай с попугаем, который запечатлел шарик для игры в пинг-понг. Взрослый попугай проявлял по отношению к шарику все те элементы поведения, что и к самке своего вида. Однако в действительности круг предметов, которые могут быть потенциально запечатлены, ограничен. Например, птенцы ворона не будут проявлять реакцию следования по отношению к человеку, потому что у него нет некоторых специфических черт, присущих облику взрослого ворона. К таким чертам относятся способность летать и черная окраска, возможно, также форма тела.

Очень интересно явление так называемого *«множественного запечатления».* Р. Хайнд, В.Г. Торп и Т. Вине описывают такое запечатление у птенцов лысухи и камышницы. У этих птиц в возрасте трех – шести дней могут быть импринтированы несколько самых разных предметов. При этом реакция следования развивается не по отношению к какому-то одному предмету, а на любой из них. Но если птенцы в течение первых дней жизни не увидели движущегося предмета, чтобы за ним следовать, впоследствии реакция следования у них нарушается. Такие птенцы убегают при виде любой движущейся модели.

Наблюдения показывают, что у животного могут запечатлеться определенные детали предмета, а не весь его облик. Например, известны наблюдения за поведением индюка, которого выкормил мужчина – служитель зоопарка. До возраста одного года этот индюк не видел никаких птиц. Уже во взрослом состоянии он начал проявлять половое повеление, а точнее реакцию ухаживания по отношению к воспитавшему его смотрителю. Любопытно, что при виде женщин, а также мужчин в одежде с развевающимися полами индюк убегал. Видимо, помимо запечатления облика воспитателя, такая реакция была связана с тем, что развевающаяся одежда вызывала у птицы врожденную защитную реакцию, поскольку была похожа на позу, которую индюк принимает при угрозе нападения: расправляет крылья, распластывает их по земле и волочит за собой. В этом примере можно проследить сочетание врожденной реакции и запечатления необычного объекта.

Наиболее часто импринтинг происходит в скором времени после рождения, при этом он приурочен к короткому периоду времени, имеющему четкие временные границы, – чувствительному, или сенсибельному. Лоренц считал, что сам процесс запечатления в данном случае определяется исключительно внутренними факторами (факторами

эндогенной природы), однако позднее стало известно, что длительность и время начала чувствительного периода зависят от жизненного опыта животного. Были высказаны предположения, что эти сроки связаны с появлением у животного новых движений, а также с созреванием органов зрения и некоторых областей головного мозга.

Сразу после вылупления из яйца птенцы, как правило, не боятся никаких новых для них объектов и стремятся исследовать их. Однако уже по прошествии нескольких дней они начинают проявлять реакцию страха при таких встречах и стараются избегать незнакомых объектов. Интересно, что время наступления такого перелома в поведении зависит от условий содержания птенцов. Отмечено, что цыплята меньше пугаются предметов, окрашенных в те же цвета, что и стены инкубатора, где они содержались. Таким образом, в первые дни после вылупления, когда для птенцов еще не существует разделения на незнакомые и знакомые предметы, они выделяют из окружающей среды какие-либо свойственные ей характеристики. Эти характеристики помогают им отличить «знакомое» от «незнакомого». В результате такой птенец уже может выделять знакомые объекты, избегая при этом незнакомых. Например, при содержании цыплят вместе с курицей очень скоро и родительская особь, и братья с сестрами становятся знакомыми объектами, и реакция страха на них не развивается.

Английский биолог, антрополог и философ Г. Бейтсон (1904–1980) предложил интересную модель *(модель Бейтсона),* которая построена на аналогии развития организма с движением поезда. Начальная станция, с которой начинается движение, ассоциируется с моментом зачатия. Каждое купе этого поезда представляет собой конкретную систему поведения. Открытые окна купе указывают на чувствительность поведения к факторам внешней среды на определенной стадии развития. В начале пути окна в поезде закрыты, связи с внешним миром еще нет. Потом окна начинают приоткрываться, пассажиры могут познакомиться с внешним миром. Затем окна могут либо закрыться, либо остаться открытыми. При этом во время путешествия могут измениться сами пассажиры, постоянно меняется и внешняя среда. Разные системы поведения, которые формируются в онтогенезе (купе) могут изменять свою сущность, свою природу, т. е. пассажиров. Эти формы поведения могут быть запрограммированы на то, чтобы реагировать на внешние факторы (знакомиться через открытые окна с внешним миром) в различные моменты онтогенеза (пути).

Чувствительный период может быть не один, животное может проходить несколько вариантов сенсибельного периода. Например, эксперименты на цыплятах показали, что чувствительные периоды для полового и «сыновнего» поведения у них не совпадают по времени. Половой импринтинг осуществляется позднее. Были проведены эксперименты, в ходе которых молодым петушкам в разные возрастные периоды показывали движущуюся модель. Цыплята в возрасте 31–45 суток, которым предъявляли такую модель, демонстрировали по отношению к ней половое поведение, в то время как «сыновнее» поведение было слабым. Напротив, цыплята в возрасте 1—30 суток, импринтированные на ту же модель, проявляли по отношению к ней сильное «сыновнее» поведение.

К. Лоренц считал, что импринтинг относится к формам поведения, принципиально отличным от других форм научения. Большинство современных исследователей относят запечатление к формам научения. Импринтинг – научение организма тому, каким образом он должен реагировать на предмет, который запечатлелся. Импринтинг имеет отношение к формам перцептивного научения. В пользу этого утверждения говорят эксперименты, в которых животное получает специфический опыт при помощи особых стимулов. В качестве примера можно рассмотреть развитие песни у зяблика. Для того чтобы песня нормально сформировалась, необходимо, чтобы птица прослушала ее в раннем онтогенезе, а также имела возможность попрактиковаться в этом на поздних стадиях развития. Фазу, когда птица запечатлевает новую песню, можно рассматривать как перцептивное научение. Другой пример – запечатление птенцами зебровой амадины облика воспитавшей их бронзовой амадины. В этом случае зебровые амадины после нескольких лет изоляции будут реагировать на нее как на полового партнера. Примером участия перцептивного научения в

процессе импринтинга могут послужить также наблюдения за цыплятами, которые легче запечатлевают те объекты, с которыми ранее встречались.

Кроме того, импринтинг имеет отношение и к *инструментальному научению.* Например, утятам через день после вылупления демонстрировали движущийся игрушечный поезд. Впоследствии таких птенцов можно было научить клевать столбики, если сразу после клевания мимо будет проезжать этот поезд. Важно отметить, что при демонстрации поезда на более поздних стадиях развития такая реакция у утят не вырабатывалась. Г. Бейтсон и К. Риз описали наблюдения за утятами и цыплятами, которые могут научиться нажимать на педаль, чтобы включить мелькающий свет. Такое обучение важно провести в период, чувствительный для запечатления.

Бейтсон и Уэнрайт исследовали поведение цыплят в специальном устройстве, которое позволяло количественно оценить степень предпочтения тех или иных стимулов. Они экспериментально показали, что по мере ознакомления птенца с запечатленным им стимулом он начинает отдавать предпочтение другим стимулам, не знакомым для него. Ученые предположили, что в естественных условиях это помогает цыпленку всесторонне изучить мать, ознакомиться со всеми ее признаками. В итоге на основе всех характеристик у птенца выстраивается ее комплексный портрет.

Нельзя однозначно сказать, что импринтинг необратим, вероятно, у некоторых видов животных он может быть обратимым. Так, К. Лоренц приводит пример с попугаями, у которых произошло запечатление облика самого ученого. Птиц долгое время держали в изоляции от людей, они нормально спаривались с особями своего вида, растили птенцов. Однако через два года, оказавшись с Лоренцем в одной комнате, попугаи тут же принялись «ухаживать» за ним, бросив самок своего вида. Николаи отмечает, что снегирь, которого вырастил человек, ведет себя с ним, как с половым партнером, но осенью или зимой, при встрече со снегирем противоположного пола, он может нормально общаться с ним и не проявляет никаких реакций по отношению кчеловеку. Однако если птица не видит особей своего вида, половое запечатление на человека сохраняется.

Реакция следования. В этой реакции запечатление проявляется наиболее ярко. Ее суть состоит в том, что детеныши зрелорождающихся животных вскоре после появления на свет неотступно двигаются вслед за родителями и одновременно – друг за другом. Реакция следования характерна как для домашних животных, так и для диких. Например, самка гоголя перед вылуплением птенцов покидает свое гнездо, которое расположено в дупле дерева на высоте около 15 м от земли и улетает. По возвращении она, уже не влетая в дупло, издает призывные крики, побуждающие птенцов покинуть гнездо. Птенцы приближаются к входу, а затем бросаются вниз. Они приземляются, тут же начинают активно передвигаться и следуют за матерью. Мать ждет, пока весь выводок окажется на земле, после чего направляется к водоему, среднее расстояние до которого около 2 км. Птенцы неотступно следуют за ней, двигаясь с достаточно большой скоростью. Когда птицы достигнут водоема, мать входит в воду, а птенцы следуют за ней. Такая же реакция следования присуща и другим птицам. Например, пеганки, которые гнездятся в норах на высоте 3–4 м от земли, подзывают к себе птенцов, которые спрыгивают к ним с этой высоты. Птенцы чистиковых птиц спрыгивают с мест гнездования (высокие скалы) уже в возрасте 19 дней.

Реакция следования проявляется и у млекопитающих. Она хорошо выражена у зрелорожденных животных, особенно у копытных. Их детеныши приобретают способность передвигаться через несколько часов или даже меньше чем через час после рождения. Например, новорожденный верблюжонок уже через 10 минут после рождения делает первые попытки встать, а через 90 минут уже может свободно держаться на ногах; реакция следования формируется у него в течение суток. Запечатление у млекопитающих происходит как на оптические и акустические, так и на *ольфакторные* признаки – запах родительской особи. У изолированных от матерей детенышей импринтинг может произойти на человека, который ухаживает за ними в неволе, если детеныш впервые увидит его во время чувствительного периода. (Однако есть мнение, что в основе формирования привязанности к

матери лежат, помимо запечатления, другие факторы.) Реакция следования выражена не только у копытных, она хорошо прослеживается и у грызунов, например у зрелорождающихся морских свинок. Подробно описана реакция следования и у других млекопитающих, например тюленей, а также у рыб.

Значение формирования реакции следования велико, она ориентирована на родительскую особь и на других детенышей того же выводка. Благодаря формированию этой реакции детеныши сразу же после рождения держатся вблизи родительской особи, которой в такой ситуации легче направлять, контролировать и защищать их. Детеныши учатся отличать свою мать от других, стараются не отставать от нее. Таким образом, по К. Фабри, «быстрая конкретизация инстинктивного поведения детенышей на индивидуально опознаваемых объектах (родителях, собратьях) обеспечивает здесь формирование жизненно важных приспособительных реакций в максимально сжатые сроки».[22]

Как и другие случаи импринтинга, реакция следования приурочена к чувствительному периоду, на протяжении которого она формируется. Например, птенцы гоголя выпрыгивают из дупла в течение 12 часов со времени вылупления, это часы сенсибельного периода. У птенцов кур и уток чувствительный период начинается сразу же после вылупления и заканчивается примерно через 10–15 часов. У некоторых животных этот период более продолжительный, например у морских свинок он растянут с шестого до 30—40-го дня жизни. Запечатление происходит очень быстро, часто для этого достаточно одной встречи с объектом.

Для формирования реакции следования необязательно подкрепление. Э. Гесс приводит результаты своих опытов, когда следование за каким-либо предметом у птенцов искусственно затруднялось, например нанесением болевых раздражений. В этом случае реакция не только не исчезала, но и, напротив, становилась более интенсивной.

Запечатление относится к облигатной форме научения, поэтому оно не зависит от каких-либо компонентов среды, даже от тех, которые могли бы послужить подкреплением реакции. Запечатление слишком важно для особи, ее жизнедеятельности, оно должно осуществляться в любых условиях, даже при отсутствии возможности подкрепления. Однако, вероятно, при запечатлении происходит «внутреннее» проприоцептивное подкрепление. При этом источником подкрепления становятся ощущения от самих производимых движений.

Половое запечатление. Импринтинг может влиять на проявляющийся у взрослого животного выбор полового партнера. Это явление получило название *полового запечатления.* Оно обеспечивает особи будущее общение с половым партнером.

Отличие полового запечатления от всех остальных форм импринтинга заключается в том, что его результат проявляется значительно позднее. При этом животное учится распознавать типичные отличительные признаки будущего полового партнера на ранних этапах постнатального развития.

Чаще всего половое запечатление происходит у самцов, они «запоминают» признаки материнской особи в качестве образца особи своего вида. Таким образом, происходит как бы «уточнение» будущего полового поведения. При этом на врожденное узнавание общих видотипичных признаков накладывается распознавание женских видотипичных признаков.

Половое запечатление установлено у разных животных, но особенно ярко оно проявляется у птиц. Например, Уорринер с сотрудниками проводили эксперименты с черными и белыми разновидностями домашних голубей. В опытах использовались 64 голубя, которые ранее не спаривались и были выращены либо черными, либо белыми родителями. Результаты показали, что в 26 случаях из 32 самцы спаривались с самками той же окраски, что и у приемных родителей. В оставшихся пяти из шести случаев самки предпочитали спариваться с самцами, которые имели окраску приемных родителей. Таким

---

[22] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

образом, результаты исследования показали, что предпочтения самцов более значительны, чем предпочтения самок.

Этолог Ф. Шугц показал, что у самцов диких уток оптимальный период полового запечатления ограничен 10–40 днями. Именно в это время утиная семья в естественных условиях распадается. Шутц отметил, что самцы уток выбирают полового партнера, который напоминает по внешнему облику воспитавшую его самку. Самки же предпочитают спариваться с самцами своего вида независимо от раннего опыта. Это было подтверждено экспериментально. Из 34 самцов кряквы, которых воспитывали птицы другого вида, 22 спаривались с самками, относящимися к виду приемных родителей, а 12 – с самками своего вида. Напротив, из 18 самок кряквы, воспитанных другими видами птиц, все, кроме трех, спаривались с самцами своего вида. При этом отмечается, что самцы видов с половым диморфизмом (различие животных разного пола по внешнему виду) должны более полагаться на ранний опыт, чтобы узнавать птиц своего вида.

Половое запечатление изучено и у млекопитающих, особенно у копытных и грызунов. Большую роль в половом запечатлении играют ольфакторные стимулы. Проводились эксперименты на мышах: в ходе опытов их опрыскивали пахучими веществами. В результате детеныши таких мышей при достижении половозрелости не могли различать пол других особей, поэтому они не находили полового партнера. Подобные эксперименты были проведены и с другими грызунами, например с крысами и морскими свинками. Если самцов грызунов в течение первой недели жизни отделить от матери и отдать на выкармливание особи другого вида, у них можно наблюдать эффект полового запечатления на чужой вид.

Половое запечатление не всегда происходит в детском возрасте, оно может наблюдаться и во взрослом состоянии. Например, по утверждению шведских этологов А. Ферне и С. Сьеландера, самцы рыбки меченосца предпочитают самок той окраски, которую они видели в течение двух месяцев после наступления половозрелости.

Таким образом, в ходе запечатления происходит быстрое постнатальное достраивание врожденного механизма поведения за счет индивидуально приобретаемых компонентов. Благодаря этому инстинктивное поведение уточняется, что обеспечивает эффективное выполнение инстинктивных действий.

5.3. Развитие психической деятельности в ювенильном (игровом) периоде. Игры животных

В онтогенезе высших животных, как правило, четко выделяется такой период, как *ювенильный,* или *игровой.* Он явственно прослеживается у зрелорождающихся детенышей, у которых осуществляется созревание поведения в ходе игр, причем происходит это задолго до наступления половой зрелости.

Для объяснения природы игр и их значения в онтогенезе поведенческих реакций существует две основных концепции. Первая концепция принадлежит Г. Спенсеру. В рамках этой концепции игровая деятельность представляется как расход некой энергии, которая в данных условиях является для организма избыточной. Эта энергия не нужна для совершения действий, необходимых для обеспечения жизнедеятельности. Аналогию в данном случае можно провести с так называемыми *«действиями вхолостую»* (см. Тема 2. Инстинкт). В этой ситуации также осуществляются некоторые инстинктивные движения в условиях отсутствия ключевых раздражителей. Однако сам Лоренц указал на ряд существенных различий между игровой активностью и «действиями вхолостую».

Вторая концепция игровой деятельности сформулирована К. Гроосом. Игра описывается им как своего рода упражнение животного в тех сферах деятельности, которые для него особенно важны, т. е. как своеобразная практика для животного. Позднее Ллойд-Морган добавил, что преимущество обучения животного в ходе игры заключается в том, что в этом случае есть возможность совершать ошибки. Никакая ошибка в действии не будет для

животного ни пагубной для него, ни смертельно опасной, в то же время наследственно закрепленные действия получают возможность совершенствоваться.

В настоящее время стало ясно, что ни одна из этих гипотез не может полностью описать суть игрового поведения. У обеих теорий есть как сторонники, так и противники. Нет согласия даже по вопросу о значимости игр для формирования поведения взрослого животного. Как аргумент, подтверждающий, что игры не имеют для этого никакого функционального значения, ученые приводят тот факт, что нормальное поведение может быть сформировано и при отсутствии упражнений в ювенильном периоде онтогенеза. Например, концепция голландского зоопсихолога Ф. Бойтендайка основана на том, что игровое поведение приносит пользуживотному лишь в эмоциональной сфере в момент игры, инстинктивное же поведение в любом случае созревает так, как наследственно закреплено, упражнения для этого процесса не нужны. Однако если полностью лишить детенышей возможности играть в детстве, психика взрослого животного в большинстве случаев развивается в искаженном виде. Например, у морских свинок становятся ненормальными реакции на сородичей, а в половом поведении наблюдаются инфантильные черты. Щенки койота при отсутствии в ювенильном периоде игрового поведения вырастают агрессивными. Особенно ярко проявляются эти особенности у обезьян. Отмечено, что если лишить их возможности играть со сверстниками, во взрослом состоянии они не способны нормально общаться с половыми партнерами, а также выполнять материнские обязанности. При этом важно, что половое поведение формируется должным образом, если партнером по игре было другое животное или человек.

Представления другого известного этолога Г. Темброка также основаны на представлении об игре как об автономном, независимом действии. Однако ученый подчеркивает, что игровое поведение способствует тому, что количество вариантов поведения особи по отношению к факторам и стимулам внешнего мира увеличивается. В ходе игры осуществляются элементы научения, совершенствуются разные действия, в двигательной сфере поведения формируются новые системы.

Темброк указывает на отличия игровой активности от «движений вхолостую». Игровые реакции достаточно изменчивы в своих проявлениях и зависят как от внешних, так и от внутренних факторов. «Движения вхолостую», напротив, возникают под влиянием мощной внутренней мотивации и всегда проявляются в четких рамках, т. е. абсолютно неизменны. Темброк считает игры своего рода инстинктивными действиями со своим мотивационным механизмом. Как и инстинкты, игровые действия имеют подготовительную фазу поискового поведения и ключевые раздражители. Однако в отличие от инстинктов игровые действия могут выполняться многократно и зачастую направлены на биологически нейтральные стимулы.

С гипотезой Г. Темброка был в корне не согласен швейцарский ученый Г. Хедигер. Он считал, что игровая деятельность имеет *факультативный* характер и отличается от инстинкта. Для выполнения игровых движений у животного нет никаких специальных рабочих органов, как в случае с инстинктивными действиями. В доказательство своих предположений Хедигер приводил результаты экспериментов английского физиолога В.Р. Хесса. Этот ученый, вводя микроэлектроды в головной мозг кошки, не обнаружил у животного никаких структур, ответственных за игровые реакции.

А.Д. Слоним предположил, что в постнатальном периоде за счет действия на организм животного внешних или внутренних стимулов, не достигающих порогового значения, у него возникают инстинктивные реакции. Именно такая деятельность проявляется в форме игровой деятельности.

Большинство ученых все же придерживаются взглядов на игровую деятельность как на упражнение в чувствительной и двигательной сфере, которое помогает животному приготовиться к взрослой жизни. При этом большое значение имеет обратная связь. От двигательных систем постоянно поступает информация об успешности игрового поведения, оно корректируется. Российский психолог Д.Б. Эльконин предположил, что игровая

деятельность создает препятствия ранней фиксации инстинктивных реакций в готовом виде. Это дает животному возможность сориентироваться в изменчивой среде, «настроить» системы органов чувств и двигательные системы. В.Г. Торп рассматривает игровую деятельность в качестве упражнения, в ходе которого животное приобретает полезные навыки, а также расширяет информацию о мире. При этом, по мнению Торпа, особое значение имеют игры, связанные с манипулированием разными объектами окружающей среды.

Значение игрового поведения для формирования и становления поведения взрослого животного доказано экспериментально. Г. Бингхэм в 1920-х гг. показал, что для нормального спаривания взрослых шимпанзе в детском возрасте им необходимы сексуальные игры. По наблюдениям Г. Харлоу и С.Дж. Суоми другие игры сходным образом помогают формированию у обезьян способностей к стадной жизни.

Игры имеют такое значение не только у обезьян, но и у других млекопитающих. Например, отмечено, что для нормального развития репродуктивного поведения у самцов норок необходимо, чтобы животные получили соответствующий игровой опыт с половозрелыми самками.

Д. Ниссен совместно с К.Л. Чау и Дж. Семмесом проводил эксперименты над детенышами шимпанзе, которых лишали возможности в раннем возрасте играть с предметами. У таких животных во взрослом состоянии была отмечена очень плохая координация движений передних конечностей: шимпанзе не могли точно определить место касания рукой, неуклюже ощупывали и брали предметы. Нормальные детеныши охотно цепляются за подходящего к ним служителя, однако детеныши в эксперименте не только не хватали его за одежду, но и не протягивали к нему рук. Важный элемент поведения шимпанзе – *«реакция обыскивания»* – у таких детенышей тоже не проявлялся.

По концепции К. Фабри, игровая деятельность одновременно охватывает множество функциональных сфер и при этом постоянно развивается. Фабри указывает, что «игровая активность наполняет основное содержание процесса развития поведения в ювенильном периоде. Игра представляются не какой-то особой категорией поведения, а совокупностью специфически ювенильных проявлений обычных форм поведения... Игра является ювенильной фазой развития поведения в онтогенезе».[23]

Таким образом, в ювенильном периоде основной путь формирования поведения – игры. Однако те компоненты онтогенеза поведения, которые действовали на более ранних стадиях, не исчезают. В ювенильном периоде сохраняются и эти факторы, но часто в измененном виде, сливаясь с игровой деятельностью. Игра осуществляется на инстинктивной основе, в ней есть элементы научения как факультативного, так и облигатного. Важно отметить, что в ходе игрового поведения совершенствуются не сами взрослые поведенческие акты целиком, а их отдельные компоненты. В процессе игровой деятельности животное накапливает индивидуальный опыт, который будет применен на практике значительно позднее.

Манипуляционные игры – это игры с предметами, в ходе которых происходит манипулирование объектами окружающей среды. К. Фабри описал манипуляционные игры детенышей хищных млекопитающих, на примере которых можно проследить, что вносит игра в поведение взрослого животного.

Лисенок до двенадцатидневного возраста производит манипуляционные движения двумя передними конечностями. Они очень примитивны, в них не задействованы челюсти и отсутствуют движения, которые осуществляются только одной передней лапой. Игровая деятельность проявляется улисят после того, как у них откроются глаза, в возрасте около 16–23 суток. После этого резко начинается интенсивное развитие двигательной сферы поведения, увеличивается число форм манипулирования, возрастает разнообразие объектов среды, с которыми осуществляется манипулирование. У лисят появляются «игрушки», в

---

[23] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

роли которых могут выступать разнообразные объекты среды. Детеныши очень активны, подвижны.

Фабри так описывает типичные движения лисят: «поддевание объекта носом (часто с последующим подбрасыванием), удерживание объекта частично или целиком на весу в зубах (в первом случае объект опирается одним концом на субстрат), придерживание объекта ртом или носом на вытянутых вперед передних конечностях, которые неподвижно лежат на субстрате (объект при этом покоится на них, как на подставке), подгребание объекта передними лапами к себе, прижимание объекта к телу, лежа на спине, с одновременным обкусыванием, подталкиванием и передвиганием по поверхности тела носом или передними конечностями. В других случаях объект прижимается конечностями к субстрату, и одновременно часть объекта оттягивается вверх или в сторону зубами. Часто производятся роющие движения и другие».[24]

Именно в этом возрасте в поведении лисят появляются движения, связанные с манипуляциями одной конечностью (прикасание или придавливание объектов одной лапой, поглаживание или прикасание к объектам краем кисти одновременно с отводящими или приводящими движениями конечности, притягивание объектов к себе лапой с их одновременным защемлением согнутыми пальцами или зацеплением их за края когтями).

Таким образом, двигательная активность в ювенильном периоде резко обогащается. Первичные действия изменяются, за счет достраивания на их основе формируются новые действия. Качественные изменения поведенческих реакций развиваются за счет созревания *моторных* (двигательных) и *сенсорных* (чувствительных) компонентов этого первичного манипулирования. Например, вначале, в раннем онтогенезе, развивается реакция хватания соска губами, а в ювенильном периоде на ее основе формируется способность брать игрушки ртом. Первичные функции ротового аппарата и передних конечностей в ходе игровых движений расширяются и усиливаются, т. е. игра – это развивающая деятельность.

Все описанные закономерности проявляются не только в сфере дополнительных функций, но и в области основных функций эффекторных систем. Это можно четко проследить на развитии манипулировании пищей. Первоначальное употребление в пищу молока матери требует от детеныша развития только одной реакции – сосания. Однако со временем пищевые объекты меняются, реакция сосания уже не может обеспечить их потребление. Животное должно овладеть другими, новыми для себя формами действий, которые позволили бы ему адаптироваться к таким переменам пищи. Эти движения формируются и совершенствуются в ходе манипуляционных игр. Например, лисенок начинает облизывать, а затем и хватать челюстями различные объекты. Первоначально хватательные движения челюстей служили ему исключительно для игр, а их участие в процессе поедания пищи связано с переменой функций поведенческой реакции.

Манипуляционные игры наблюдаются не только у псовых, но и у других млекопитающих. Например, у детенышей барсука в ходе игровой деятельности развиваются такие действия, как рытье и переноска грунта с помощью передних конечностей, а также сгребание ими подстилочного материала.

Манипуляционные действия копытных чрезвычайно однообразны, потому что их двигательный аппарат специализирован преимущественно к опорной и двигательной функциям, что сводит к минимуму способность манипулировать. У копытных отсутствуют манипуляции, которые выполняются совместно челюстями и конечностями, или одновременно обеими передними конечностями, но зато развиваются манипуляционные действия, выполняемые головой или передними конечностями, например толкание предметов носом и нанесение ударов.

Очень хорошо развиваются манипуляционные игры у обезьян. У этих животных передние конечности не специализируются на каких-то одних функциях, а выполняют

---

[24] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

множество дополнительных. Именно поэтому у обезьян не только расширяется круг возможных манипуляций, но они приобретают и новые формы.

Игровая активность видотипична. Например, в играх щенков динго преобладают действия, связанные с преследованием одной особи другими. Это хорошо согласуется с образом жизни взрослых динго, которые охотятся, загоняя добычу. Лисята часто во время игр подпрыгивают, затаиваются. Это объясняется специфичными для данного вида приемами охоты, например «мышкованием».

Совместные игры. Часто игровая деятельность осуществляется несколькими животными одновременно, т. е. приобретает характер совместных игр. В ходе таких игр помимо уже указанных функций, выполняется еще одна очень важная функция – формирование общения и группового поведения животных. *Совместные игры* – это игры, при которых происходит согласованное действие как минимум двух партнеров. Групповое поведение не только формируется в процессе игр, но и закладывается наследственно, т. е. оно инстинктивно. Если животное с раннего возраста изолировано от других особей, во взрослом состоянии у него все равно проявятся некоторые элементы группового поведения.

Совместные игры могут либо носить характер манипуляционных, либо быть *неманипуляционными,* т. е. выполняться при полном отсутствии посторонних предметов. Второй вариант наиболее широко распространен. В совместных играх проявляются особенности жизни животных данного вида. Например, у морских свинок игры очень активны, состоят преимущественно в совместных пробежках и прыжках, в их играх отсутствуют приемы борьбы, которая появляется в онтогенезе поведения только при наступлении полового созревания. У другого вида грызунов – сурков – наблюдается обратная ситуация. У детенышей этих животных излюбленный метод игры – совместная борьба, толчки и бегство как часть игры. Однако в целом их игры не так подвижны, как у морских свинок.

Очень широко распространены игры у хищных млекопитающих. У куньих, например, они нередко приобретают характер игровой охоты и последующей борьбы, при этом преследуемое животное меняется местами с преследователем. В результате каждая особь получает возможность приобрести двигательные навыки. У детенышей медведя игровая деятельность также проявляется в борьбе, кроме того, медвежата плавают и бегают наперегонки, а также прячутся друг от друга, «репетируя» и отрабатывая приемы охоты затаиванием.

В ходе совместных игр, особенно в ходе игровой борьбы, часто складываются простейшие иерархические отношения между особями. Животные пока как бы получают навыки установки таких отношений, но не устанавливают сами непосредственные отношения соподчинения. Например, у псовых первые взаимные нападения появляются в возрасте менее месяца, а в 1–1,5 месяца соподчиненные отношения среди щенков уже начинают устанавливаться. При этом детеныши проявляют агрессивное поведение, которое не несет ритуализованного характера – трепание и наскакивание на партнера. В отличие от этих форм, имеющих сигнальное значение, ритуализованная агрессия, служащая для установления иерархии у взрослых псовых, появляется в их поведении значительно позднее.

При совместных манипуляционных играх животные не общаются непосредственно, потому что совместные действия детенышей в этой ситуации направлены не друг на друга, а на предметы среды. Такие игры имеют большое значение для формирования коммуникацииживотных, их способности ксовместнымдействиям по изменению среды. Часто совместные манипуляционные игры носят характер так называемых *трофейных* игр. Цель такой игры – завладеть каким-либо предметом, отняв его у партнеров по игре. В трофейных играх четко прослеживаются элементы демонстрационного поведения – демонстрируется обладание предметом, кроме того, происходят игровая борьба, сравнение сил, установление простых первичных иерархических отношений.

Большое значение в совместных играх имеет согласованность действий животных, которая достигается путем обоюдной сигнализации. Такая сигнализация является

врожденной, это своего рода ключевой раздражитель для игровой деятельности, поэтому она понятна каждому животному. В качестве сигналов могут выступать специфические позы, движения или звуки, они выполняют стимулирующую роль. Например, у детенышей псовых есть своеобразный ритуал *«приглашения к игре»:* щенок припадает на передние конечности, совершает резкие прыжки в сторону, виляет хвостом, коротко лает визгливым голосом, дотрагивается до партнера передней лапой, при этом уголки его рта растянуты, уши направлены вперед, а на лбу появляются продольные складки. В игру включаются и сигналы *«умиротворения»,* которые должны показать партнеру, что деятельность носит игровой характер. В противном случае, как иногда происходит у взрослых животных, игра может перейти в настоящую борьбу с тяжелыми повреждениями.

Игровое поведение в сфере общения также характеризуется сменой функций. Так, сигналы, стимулирующие партнера к игре, вне игровой ситуации имеют характер подлинной угрозы и сигнализируют об агрессивном поведении.

Игровая деятельность тесно связана с исследовательской активностью животного. Однако некоторые ученые, например Л. Хамильтон и Г. Марлер, считают, что сходство между игрой и исследовательским поведением является лишь внешним и не имеет существенного значения. Скорее всего, исследовательская деятельность в этот период сочетается с игровой, в ходе которой также происходит сбор информации об окружающей среде. В любой игре есть элемент исследовательской деятельности, но исследование у молодого животного далеко не всегда происходит в форме игры. Высшей формой ориентировочно-исследовательской деятельности являются манипуляционные игры с биологически нейтральными предметами.

Отмечено, что игровое манипулирование особенно интенсивно проявляется при предъявлении животному малознакомых или новых предметов. Именно в таких играх животное активно воздействует на объект. В играх, не имеющих манипуляционного характера, например в беге наперегонки, исследовательская активность проявляется в минимальной степени. При совместных трофейных играх можно говорить об общей исследовательской деятельности животных, что имеет большое значение для формирования общения.

В процессе индивидуального развития познавательная и исследовательская деятельность животного усложняется, т. е. функция этой формы поведения расширяется. После того как животное выходит из гнезда, его исследовательская активность направляется на качественно другие объекты, т. е. помимо расширения функций, происходит и их смена.

В различных играх развиваются общие физические способности животного, например глазомер, сила, ловкость, быстрота и другие качества. Кроме того, совершенствуются элементы поведенческих реакций, связанных с питанием, размножением и другими жизненно важными и биологически значимыми действиями, формируются навыки общения, устанавливается иерархия.

У обезьян можно наблюдать особый род манипуляционных игр. Этот тип игр характеризуется сложностью форм обращения животных с предметами, а подвижность при этом невысока. Животное манипулирует предметами, подолгу оставаясь на одном месте, причем действия его несут в основном деструктивный характер. Животное производит такие игровые действия в одиночестве. Такие игры, по мнению К. Фабри, следует относить к играм высшего ранга. Он пишет: «При подобных сложных играх с предметами совершенствуются высокодифференцированные и тонкие эффекторные способности (прежде всего пальцев) и развивается комплекс кожно-мышечной чувствительности и зрения. Познавательный аспект приобретает здесь особую значимость: животное обстоятельно и углубленно знакомится со свойствами предметных компонентов среды, причем особое значение приобретает исследование внутреннего строения объектов манипулирования в ходе их деструкции. Особое значение приобретает и то обстоятельство, что объектами манипулирования являются чаще всего „биологически нейтральные“ предметы. Благодаря этому существенно расширяется сфера получаемой информации: животное знакомится с весьма различными по

своим свойствам компонентами среды и приобретает при этом большой запас разнообразных потенциально полезных „знаний“».[25]

Интересные данные получены при сопоставлении игрового поведения животных и детей. Так, в некоторых играх детей младшего возраста можно четко выявить определенные компоненты, соответствующие формам игровой активности детенышей высших животных. Однако уже на этой стадии онтогенеза в играх детей прослеживается социально обусловленное содержание. В более старшем возрасте ребенка эта особенность игр только усиливается, а игра становится специфичной для «детеныша человека». Так, российский зоопсихолог А.Н. Леонтьев писал, что «специфическое отличие игровой деятельности животных от игры, зачаточные формы которой мы впервые наблюдаем у детей предшкольного возраста, прежде всего в том, что игры последних представляют собой предметную деятельность. Последняя, составляя основу осознания ребенком мира человеческих предметов, определяет собой содержание игры ребенка».[26]

В играх детей, как и в играх животных, осуществляется сложная перестройка связей с факторами и стимулами внешней среды. В ходе онтогенеза изменяются и действия по отношению к этим стимулам. В обоих случаях при переходе от *доигрового* периода к *игровому* резко изменяется двигательная активность, особенно манипуляционная, меняются способы и объекты манипулирования. Однако становление и развитие игровой деятельности у детей имеет более сложный характер, чем у животных, даже высших.

Тема 6
Общая характеристика психики животных. Эволюция психики

6.1. Общая характеристика психической деятельности животных

Эволюция психической деятельности является неотъемлемой частью процесса эволюции животного мира и происходит по закономерностям, определенным этим процессом. С повышением уровня организации животных усложняется их взаимодействие с внешним миром, возникает необходимость в более интенсивных контактах со все большим числом предметных компонентов среды, а также в совершенствовании маневрирования между этими компонентами и активного обращения с ними. Только в этом случае восстанавливается баланс между возрастающим потреблением жизненно важных компонентов среды и уровнем организации организма, а также осуществляется более успешное избегание опасностей и неприятных или вредных воздействий. Но процесс это крайне сложный и длительный, он требует совершенствования ориентации во времени и пространстве, что достигается в первую очередь прогрессом психического отражения.

Можно считать, что именно разнообразные формы движения стали решающим фактором эволюции психики. Одновременно с этим существует и обратная зависимость: без прогрессивного развития психики не может совершенствоваться двигательная активность организмов, не могут проводиться биологически адекватные двигательные реакции, и дальнейшее эволюционное развитие организма замедляется. Само психическое отражение не остается неизменным в процессе эволюции, а претерпевает глубокие качественные преобразования. Первоначально примитивное психическое отражение обеспечивало только уход от неблагоприятных условий. Затем появился поиск условий, благоприятных для организма, не воспринимаемых непосредственно. Такой поиск в настоящее время является

---

[25] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

[26] Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. 3-е изд. М., 1972.

постоянным компонентом развитого инстинктивного поведения.

На более высоких уровнях развития, когда уже существует предметное восприятие, а сенсорные действия животных обеспечивают развитие образов, психическое отражение способно полностью ориентировать и регулировать поведение животных. В первую очередь отражение необходимо животному для преодоления разного рода преград, что необходимо для появления лабильных форм индивидуального поведения в меняющихся условиях среды: у большинства животных – навыков, а у высокоразвитых животных – интеллекта. Наиболее глубокие качественные изменения психики в процессе эволюции помогли выделить несколько ступеней эволюционного развития. Наиболее четкая грань проходит между сенсорной и перцептивной психикой.

По определению российского зоопсихолога А. Н. Леонтьева, *элементарная* сенсорная психика – это стадия, на которой деятельность животных «отвечает тому или иному отдельному воздействующему свойству (или совокупности отдельных свойств) в силу существенной связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных. Соответственно отражение действительности, связанное с таким строением деятельности, имеет форму чувствительности к отдельным воздействующим свойствам (или совокупности свойств), форму элементарного ощущения».[27]

Перцептивная психика, по определению А.Н. Леонтьева, «характеризуется способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме отражения вещей».[28]

В пределах элементарной сенсорной психики, как и в пределах психики перцептивной, можно выделить существенно различающиеся между собой уровни психического развития: низший и высший, а также, по мнению ряда ученых, и некоторые промежуточные уровни. В пределах крупных таксонов всегда имеются животные, стоящие на разных стадиях психического развития, и все качества высшего психического уровня всегда закладываются на предшествующем, более низком уровне.

Следует помнить, что врожденное и приобретаемое поведение не сменяют друг друга на лестнице эволюции, а развиваются совместно, как два компонента единого процесса. Нет ни одного животного, у которого навыки полностью заменили бы все инстинкты. Прогрессивному развитию именно инстинктивного, генетически фиксированного поведения соответствует прогресс в области индивидуально-изменчивого поведения. Инстинктивное поведение достигает наибольшей сложности как раз у высших животных, и этот прогресс влечет за собой развитие и усложнение форм научения.

6.2. Уровни развития сенсорной психики

Низший уровень психического развития характерен для достаточно большого числа животных. Среди них самыми типичными представителями являются простейшие. Однако и в этой группе есть исключения. Например, инфузории как довольно высокоорганизованные простейшие в развитии элементарной сенсорной психики достигли более высокого уровня, чем большинство остальных простейших.

Поведение животных, которые находятся на низшем уровне развития сенсорной психики, может быть чрезвычайно разнообразным, однако все проявления психической активности у них еще примитивны. Психическая активность появляется у них в связи с

---

[27] Леонтьев А. Н. Проблемы развития психики. М., 1959.

[28] Леонтьев А. Н. Проблемы развития психики. М., 1959.

появлением способности ощущать, чувствовать. Именно ощущение, реакция на окружающий мир, его факторы и стимулы и есть элементарная форма психического отражения, которая присуща простейшим. Эти животные активно взаимодействуют со средой обитания, реагируют на ее изменения. Важно подчеркнуть, что простейшие не только проявляют определенные реакции на биологически значимые для них изменения в среде, но и реагируют на биологически незначимые факторы. В этом случае стимулы, которые непосредственно не влияют на успех жизнедеятельности особи, выступают в роли сигнала, который отмечает появление жизненно важных для простейшего изменений в среде.

Низшему уровню развития сенсорной психики предшествует уровень *допсихического отражения,* который свойствен, например, растительным организмам. На этом этапе развития организму присущи только процессы раздражимости. С достижением низшего уровня развития сенсорной психики допсихическое отражение у простейших не исчезает, его элементы сохраняются. Примером может служить реакция простейших на такой жизненно важный для них компонент окружающей среды, как температурный режим. В этом случае можно еще говорить о тождественности жизненно важного фактора и фактора, который выступает в роли опосредованного сигнала о наличии важного фактора среды. У простейших отсутствуют специфические терморецепторы, ответственные за восприятие организмом температурного режима. Однако давно доказано, что они проявляют реакции на изменения температуры, причем достаточно дифференцированные. Так, еще в начале XX в. М. Мендельсон обратил внимание на тот факт, что реакции на изменения температуры у инфузорий при приближении к некоторому термическому оптимуму становятся все более дифференцированными. Например, для инфузории-туфельки оптимальная температура воды составляет 24–28 °С. При температуре от 6 до 15 °С туфелька реагирует на разность температур от 0,06 до 0,08 °С, а при 20–24° – на разницу в 0,02 до 0,005 °С. Г. Дженнингс предположил, что чувствительность инфузорий-туфелек к изменениям температурного режима связана с повышенной чувствительностью к этому фактору переднего конца тела простейшего. Однако опыты с разрезанием инфузории на две части поперек тела показали, что обе половины тела проявляют одинаковую реакцию на температурные колебания. Возможно, что реакция таких простейших на температурный режим определяется свойствами всей протоплазмы животного. При этом реакции могут быть схожи с биохимическими реакциями, например с ферментативными процессами. Таким образом, у простейших наряду с психическим отражением продолжает существовать и допсихическое отражение, причем это характерно как для высокоорганизованных представителей типа (инфузории), так и для низкоразвитых (например, эвглены).

Психическое отражение и его качества определяются степенью развития способности животного к движению, а также к ориентации в пространстве и во времени, к изменению врожденного поведения.

Способы передвижения простейших чрезвычайно разнообразны. Так, они могут пассивно парить в толще воды, а могут и активно передвигаться. У этой группы животных есть специфические способы движения, которые отсутствуют у многоклеточных. Примерами могут служить передвижение с помощью перемещения протоплазмы и образования псевдоподий (характерно для амебы), а также «реактивный» способ локомоции – из заднего конца тела под большим давлением выделяется слизь, которая толкает животное вперед (присуще грегаринам). Кроме того, у простейших могут быть и специализированные структуры для передвижения – реснички и жгутики. Эти двигательные структуры являются плазматическими выростами, которые совершают вращательные, колебательные и волнообразные движения, причем реснички представляют собой более сложный эффекторный аппарат, чем жгутики. Благодаря специализации ресничного аппарата (образования скопления и слияния нескольких ресничек, группировки их на определенных участках тела) движения простейших могут становиться более сложными. Например, инфузории рода стилонихии наряду с плаванием могут передвигаться по дну, меняя при этом направление перемещения.

Двигательный аппарат большинства простейших представлен *мионемами* – волокнами, состоящими из миофибрилл. Мионемы располагаются в организме простейшего в виде колец, продольных нитей или лент. Они могут иметь как гомогенную (однородную) структуру, так и поперечную исчерченность. Мионемы дают возможность простейшим животным осуществлять сокращения тела, а также более сложные специализированные локомоторные и нелокомоторные движения. Мионемы отсутствуют у таких простейших, как амебы, корненожки, подавляющее количество споровиков и т. д. Эти простейшие передвигаются за счет сократительных процессов в цитоплазме.

Все формы двигательной активности простейших находятся на уровне инстинктивного поведения – *кинезов* (см. также 2.3). При этом поведенческие реакции осуществляются в форме положительных или отрицательных таксисов, возникающих на основе ощущения и позволяющих животному адекватно реагировать на условия среды – избегать неблагоприятных условий и двигаться в сторону действия положительных и биологически благоприятных. Инстинктивное поведение простейших еще очень примитивно, так как оно либо лишено поисковой фазы, либо эта фаза очень слабо развита. Психическое отражение на этом этапе также чрезвычайно скудно по содержанию, поскольку его содержимое определяется активным поиском и оценкой раздражителей в поисковой фазе. Поисковое поведение у простейших существует на зачаточной стадии. Например, хищные инфузории способны к активному поиску жертвы. Однако в целом можно отметить, что на низшем уровне сенсорной психики на расстоянии распознаются только, как правило, отрицательные компоненты окружающей среды. Биологически нейтральные факторы еще не имеют сигнального значения, поэтому не воспринимаются животными на расстоянии. Можно сказать, что психическое отражение на этом уровне развития психики выполняет исключительно роль «сторожа»: биологически незначимые компоненты среды воспринимаются организмом только в том случае, если они сопутствуют отрицательным биологически значимым компонентам.

В поведении простейших можно отметить интеграцию в моторной и сенсорной сфере. Примером может служить явление *фобической* реакции (реакции страха) у простейших, например у эвглен. Простейшее, натолкнувшись на препятствие, останавливается и производит передним концом тела круговые движения. Затем эвглена уплывает в противоположном препятствию направлении. Такая интеграция может быть осуществлена при помощи специальных функциональных структур, которые были бы аналогичны нервной системе многоклеточных. Для простейших такие структуры найдены лишь у инфузорий. Возможно, помимо этого в проведении нервных импульсов участвует система градиентов в протоплазме.

Простейшие обладают слабо выраженной способностью к научению. Например, если инфузория длительное время плавала в треугольном сосуде вдоль стенок, она сохраняет такую траекторию движения и в сосуде другой формы. В результате исследований Н.А. Тушмаловой в поведении инфузорий были обнаружены явления, которые исследовательница трактовала как примеры элементарных следовых реакций. Так, инфузории, которых длительное время подвергали ритмичной вибрации, вначале реагировали на этот фактор сокращением, а через некоторое время переставали проявлять реакцию. Тушмалова предположила, что такие следовые реакции представляют собой простейшую форму кратковременной памяти, которая была сформирована на основе молекулярных взаимодействий. Вопрос о том, является ли подобное изменение поведения простейших формой научения, обсуждался многими учеными. Вероятно, в данном случае имеет место такая элементарная форма научения, как привыкание. При низшем уровне развития сенсорной психики привыкание строится исключительно на ощущениях: животное привыкает к воздействию конкретных раздражителей, в которых воплощаются конкретные свойства среды. При этом у животного перестают проявляться видотипичные инстинктивные реакции в том случае, если при их повторении не наступает биологически значимый эффект.

Привыкание по внешним проявлениям очень схоже с утомлением. В отличие от

последнего привыкание связано не с растратой энергетических запасов, а скорее с их экономией, с предотвращением траты энергии на осуществление биологически бесполезных для животного движений. В опытах с инфузориями утомление проявлялось в том, что после раздражения животного сильными раздражителями в течение нескольких часов оно совершенно переставало реагировать на стимулы.

У высокоразвитых представителей простейших помимо привыкания уровень развития сенсорной психики характеризуют также зачатки ассоциативного научения. В этом случае устанавливаются временные связи между биологически значимым раздражителем и биологически нейтральным раздражителем. Например, в опытах польского ученого С. Вавржинчика инфузорий учили избегать заплывания в затемненный участок стеклянной трубки с водой, в котором их раздражали электрическим током. Постепенно простейшие переставали заплывать в тень даже при полном отсутствии ударов током на протяжении 50 минут. Такие опыты впоследствии провел другой польский исследователь, Я. Дембовский, который предположил, что в данном случае можно скорее говорить о выработке у инфузорий примитивных условных реакций, что является спорным.

В качестве доказательства способности инфузорий к ассоциативному научению рассматривались результаты опытов с помещением инфузорий в капилляры с загнутым концом. В этот конец капилляра помещали простейшее, а затем фиксировали время, которое понадобится инфузории, чтобы выйти из него. Отмечено, что при повторениях опыта это время значительно уменьшалось. Однако позднее Ф.Б. Эпплуайт и Ф.Т. Гарднер повторили эти опыты, причем после каждого эксперимента капилляр тщательно промывался. В данном случае время выхода после каждого повтора опыта не уменьшалось. Ученые сделали вывод о том, что уменьшение времени выхода связано не со способностью инфузорий к ассоциативному научению, а с их ориентации в капилляре по накопившимся там продуктам обмена.

В целом можно сказать, что поведение простейших слабо пластично, потому что практически полностью определяется инстинктивными компонентами, а возможность модификации заключена в явлении привыкания, которое еще нельзя назвать полноценной формой научения. Привыкание полностью обеспечивает необходимую для простейшего лабильность поведенческих реакций. Среда обитания простейших достаточно стабильна, накопление индивидуального опыта для них не так важно, потому что продолжительность жизни простейших чрезвычайно мала.

Высший уровень развития элементарной сенсорной психики достигнут большинством многоклеточных беспозвоночных. Однако некоторые из них (губки, большинство кишечнополостных и низшие черви) являются в этом плане исключением, их сенсорная психика по уровню своего развития сопоставима с психическим развитием простейших. Тем не менее в целом для всех многоклеточных беспозвоночных можно отметить принципиальные изменения в поведении за счет появления специальной системы координации тканей, органов и систем органов – нервной системы. При этом в первую очередь значительно возрастает скорость проведения нервных импульсов: если в протоплазме простейшего она не превышает 1–2 мк/с, то уже в примитивной нервной системе, имеющей клеточное строение, она увеличивается до скорости 0,5 м/с. Нервная система низших многоклеточных может иметь различное строение: сетчатое (гидра), кольцевое (медузы), радиальное (морские звезды) и билатеральное.

В процессе филогенетического развития нервная система погружалась в мышечную ткань, а продольные нервные тяжи становились все более выраженными, наблюдался процесс цефализации нервной системы (появление обособленного головного конца тела, а вместе с этим – скопление и последующее уплотнение нервных структур в голове). У высших червей (кольчатых) нервная система приобретает вид «нервной лестницы». Головной мозг расположен у них над пищеварительным трактом на переднем конце тела, имеются окологлоточное нервное кольцо и парные брюшные нервные стволы с симметрично расположенными нервными ганглиями, соединенными поперечными тяжами. Именно у

кольчатых червей в полной мере выражены признаки высшего уровня элементарной сенсорной психики. Важно отметить, что уровень психического развития определяется не только развитием нервной системы, но и сложностью условий существования организма.

Поведение кольчатых червей (кольчецов) еще не выходит за границы элементарной сенсорной психики, потому что слагается из движений, ориентированных лишь по отдельным свойствам предметов на основе только ощущений. Способности к предметному восприятию, т. е. к перцепции, у кольчецов еще отсутствуют. Возможно, что зачатки таких способностей впервые появляются у свободно плавающих моллюсков-хищников, а также у некоторых полихет. Например, наземный моллюск может начать обходить преграду еще до того, как вступит с ней в непосредственный тактильный контакт. Впрочем, такие способности моллюска тоже ограничены: он не реагирует таким образом ни на мелкие предметы, ни на слишком крупные, изображение которых занимает всю сетчатку.

Как и у простейших, в поведении низших многоклеточных животных первостепенное значение имеет избегание неблагоприятных факторов среды. Однако у них имеются и признаки высшего уровня сенсорной психики, т. е. ведется активный поиск положительных раздражителей. В поведении этих беспозвоночных наряду с кинезами и элементарными таксисами присутствуют зачатки сложных форм инстинктивного поведения (особенно у некоторых полихет, пиявок, а также брюхоногих моллюсков) и появляются высшие таксисы. Высшие таксисы обеспечивают повышение точности и эффективности ориентации животного в пространстве, а также полноценное использование трофических ресурсов. К высшим таксисам относятся тропотаксисы, телотаксисы, менотаксисы и мнемотаксисы (подробно о них см. 2.3, с. 51–52).

В поведении высших представителей группы многоклеточных беспозвоночных отмечается ряд элементов, которые характерны для поведения более высокоорганизованных животных. У полихет, в отличие от остальных беспозвоночных, наблюдаются усложнения видотипичного врожденного поведения, которые уже выходят за пределы элементарной сенсорной психики. Так, морские полихеты способны осуществлять конструктивные действия, которые выражаются в том, что черви активно собирают при помощи щетинок материал для будущих сооружений, а затем активно работают над постройкой из него «домиков». Процесс постройки – сложные действия, состоящие из нескольких последовательных фаз, которые могут изменяться, адаптируя процесс к внешним факторам среды. Например, структура домика может меняться в зависимости от характера грунта и скорости течения, рельефа дна, количества опускающихся на дно частиц и их состава, может измениться и материал для постройки. Полихета активно ищет материал для строительства, причем проводит его отбор по размеру. Например, молодые черви выбирают для этой цели гранулы меньшего диаметра, а старые животные предпочитают крупные частицы.

У полихет намечаются зачатки брачного поведения и агрессии, а значит, появляется общение. Истинные брачное поведение и агрессия начинают развиваться только на низшем уровне перцептивной психики (у членистоногих и головоногих моллюсков) и характеризуются определенной степенью ритуализации. Однако уже у полихет (в частности, у морского червя нереиды) можно наблюдать борьбу за право обладания домиком. В ходе таких «схваток» животные обычно не наносят друг другу сильных повреждений, однако кусаются и могут выгнать особь из домика. При этом ритуализация поведения и какая-либо сигнализация полностью отсутствуют. Агрессивное поведение самца полихеты по отношению к другому самцу при образовании пар отмечали СМ. Эванс и его сотрудники у вида *Harmothoe imbricata.* Брачное поведение отмечено у брюхоногих моллюсков и полихет. Так, у виноградных улиток непосредственному спариванию предшествуют длительные «брачные танцы», во время которых партнеры колют друг друга так называемыми «любовными стрелами» – известковыми иглами. Таким образом, высшие формы поведения проявляются в примитивном и зачаточном виде еще на низших стадиях развития психики.

Нервная система низших многоклеточных еще очень примитивна. Ее первичная и основная функция состоит во внутренней координации всех процессов жизнедеятельности

организма. Это становится необходимым в связи с развившейся многоклеточностью строения, появлением новых структур, которые должны функционировать согласованно, «внешние» функции нервной системы являются для нее «вторичными». Они определяются степенью внешней активности животного, которая еще очень слаба и редко превосходит активность простейших. Поэтому «внешняя» деятельность нервной системы, а также структура и функции ее рецепторов получают значительное развитие у беспозвоночныех, ведущих активный образ жизни. Как правило, это свободноживущие формы, способные к активному перемещению в среде.

Пластичность поведения низших многоклеточных, в том числе и кольчатых червей, остается еще маловыраженной. В поведении преобладают инстинктивные компоненты, стереотипные реакции. Индивидуальный опыт практически не накапливается, а научение у этих беспозвоночных выражено чрезвычайно слабо. Его результаты не способны долго сохраняться, а на выстраивание ассоциативных связей требуется длительное время.

Для всех кольчецов характерно привыкание: после многократного повторения воздействия раздражителя, не сопровождающегося биологически значимым эффектом, врожденная видотипичная реакция животного на этот раздражитель утрачивается. Например, дождевые черви после многократного затенения без неблагоприятных для них эффектов перестают реагировать на это явление стремлением уползти на освещенное место. Привыкание наблюдается не только в двигательной активности, но и в сфере пищевого поведения. Например, проводили эксперименты с хищными кольчатыми червями, которым давали кусочки бумаги, пропитанные соком жертвы кольчеца. Вначале червь несколько раз съедал предложенную бумагу, однако после ряда повторов переставал ее принимать. Эксперимент усложнили: кольчецу давали бумагу и настоящую жертву попеременно, в этом случае после многочисленных повторов червь научался различать объекты, поедая пищу и отвергая бумагу с запахом жертвы. Такие же эксперименты проводились на животных с низшим уровнем элементарной сенсорной психики (кишечнополостными полипами). После нескольких аналогичных повторов полипы также начинали отвергать несъедобные объекты еще до их соприкосновения с ротовым отверстием. Таким образом, низшие беспозвоночные обладают способностями, позволяющими им отличить съедобный объект от несъедобного по побочным физическим качествам. Заметим, что вкусовые качества (прямые физические качества) у обоих объектов были одинаковыми. При определении пригодности в пищу предлагаемого объекта животное ориентируется по его определенному свойству. Это свойство выступает в роли сигнала, а чувствительность животного выполняет роль посредника между жизненно важным компонентом среды и самим организмом. Это свидетельствует о том, что уже на низшем уровне развития у животных появляется психическое отражение в истинном виде.

У плоских червей (и более высокоразвитых червей) в зачаточной форме проявляется научение путем «проб и ошибок», атакже формирование индивидуальных двигательных реакций. Например, если на пути движения молочной планарии положить полоску наждачной бумаги, она приостановится, но затем переползет через бумагу. Если же при переползании сотрясать поверхность стола, червь перестанет переползать через бумагу даже в том случае, если сотрясания в данный момент не происходит. В этом случае, однако, еще отсутствует настоящая, истинная ассоциация двух раздражителей, т. е. шероховатости бумаги и сотрясания поверхности. Такой эффект объясняется общим повышением возбудимости животного, которое происходит в результате сочетания двух отрицательных раздражителей.

У планарии можно выработать и сложные реакции на два раздражителя, один из которых является для животного биологически нейтральным. Например, Л.Г. Воронин (1908–1983) и Н.А. Тушмалова вырабатывали у плоских (молочная планария) и кольчатых червей оборонительные и пищевые условные рефлексы. Условные рефлексы планарии были крайне примитивны и не сохранялись длительное время, а у полихет они могли самостоятельно восстанавливаться после угасания, обладали достаточной стабильностью.

Это свидетельствует о прогрессивном филогенетическом развитии психической активности животных (в частности, червей), которое сопровождается усложнением морфологических, анатомических и функциональных признаков нервной системы.

Пластичность поведения олигохет (малощетинковых червей) исследовалась еще в начале XX в. американским зоопсихологом Р. Иерксом. Он отметил, что для того чтобы научить дождевого червя находить в Т-образном лабиринте «гнездо», а в другом тупиковом конце лабиринта избегать удара током, опыт требуется повторять в течение 120–180 раз. Червей можно переучить, поменяв местами тупики лабиринта с током и «гнездом». Проводились такие эксперименты и с червями, у которых удаляли передние сегменты тела, в этом случае результаты научения не изменялись. В.А. Вагнер сделал вывод о том, что у кольчатых червей ганглии каждого сегмента тела способны к автономной работе по обеспечению выполнения элементарных психических функций. Процесс цефализации у малощетинковых червей еще не достиг такого развития, чтобы определять поведение животного, однако уже на этой стадии развития головной мозг оказывает направляющее воздействие на поведенческие акты. Так, если дождевого червя разрезать поперек тела, задний конец его не сможет передвигаться целенаправленно, тогда как передний будет закапываться в грунт.

Ассоциативные связи полихет выражены намного сильнее. Например, проводились опыты по изменению знака поведенческой реакции полихет на освещение. В обычных условиях она отрицательна, но при многократном сочетании с пищевым подкреплением может перестраиваться в положительную. В этом случае при освещении домика полихета не прячется в его глубине, а напротив, активно выползает из убежища.

6.3. Перцептивная психика. Проблема интеллекта у животных

Низший уровень развития перцептивной психики. Перцептивная психика является высшей стадией развития психического отражения. Эта стадия психического развития уже характеризуется наличием подлинных навыков и восприятий. Компоненты среды отражаются организмом как целостные единицы, тогда как на предыдущем уровне развития отражались лишь отдельные свойства или сумма предметных компонентов среды. Именно на этой стадии развития психики появляются *чувственные представления.* Сама перцептивная психика, которая наблюдается у множества живых организмов, обнаруживает большие различия. Поэтому возникла необходимость провести более дробную классификацию, согласно которой первый уровень развития перцептивной психики назван низшим.

Низший уровень развития перцептивной психики характерен в первую очередь для высших беспозвоночных – головоногих моллюсков и членистоногих. Среди членистоногих характеристику этого уровня психического развития лучше всего рассмотреть на примере насекомых – самого многочисленного класса членистоногих.

Специфический образ жизни, различные формы двигательной активности и разнообразие качественно различных агентов среды, управляющих поведением, обусловили развитие у насекомых многочисленных и своеобразно устроенных органов чувств. Среди них наиболее важен зрительный аппарат, так как именно хорошо развитое зрение способствовало оптическому восприятию форм как необходимому компоненту перцептивной психики. Следует помнить, что на уровне элементарной сенсорной психики различение форм животным еще невозможно.

До недавнего времени считалось, что насекомые способны к восприятию формы, но лишь в специфических рамках. В первых экспериментах было показано, что пчелы могут воспринимать только те объекты, которые отдаленно напоминают по своему строению цветок (круги, звездочки). Но позднее, в экспериментах советского зоолога Мазохина-Поршнякова, было доказано, что пчел изначально можно дрессировать и на восприятие непривычных для них фигур, например треугольника или круга, в результате чего был

сделан вывод, что пчелы способны распознавать фигуры непосредственно по их графическим признакам.

Подобные опыты на одиночных осах проводил и один из основателей современной этологии Н. Тинберген. Он обучал самок ос распознавать круг из сосновых шишек, выложенных вокруг входа в норку. После того как оса улетала за добычей, круг передвигался на 30 см в сторону. Возвратившись, оса сперва искала норку в центре круга. В следующих опытах (помимо передвижения круга) шишки заменяли черными камешками, а вокруг норки выстраивали треугольник или даже эллипс из этих камешков, но оса тем не менее прилетала в круг, хотя из предыдущих опытов было известно, что она вполне способна отличить камешки от шишек. Таким образом, пространственная ориентация осуществлялась здесь только по форме (кругу).

Способность к предметному восприятию у высших насекомых заметно ниже, чему позвоночных, что можно объяснить специфическим строением органов зрения. Кроме того, насекомые в большей степени ориентируются не по предметным компонентам среды, а по их отдельным признакам, что в большей степени характерно для стадии элементарной сенсорной психики.

Едва ли не более важную роль, чем у насекомых, зрение играет и у головоногих моллюсков. Для них зрение является ведущей рецепцией, на что указывают сложное строение и крупные размеры глаз. Относительные размеры глаз кальмаров превышают относительные размеры глаз большинства водных млекопитающих (китов, дельфинов) в десятки раз. Поразительна и огромная разрешающая способность (зоркость) глаза головоногих: на 1 мм2у разных представителей головоногих приходится от 40 до 162 тысяч палочек, у человека – 120–400 тысяч, у совы, обладающей самым зорким глазом в мире, – 680 тысяч.

Головоногие моллюски способны к подлинному предметному восприятию, что выражается прежде всего в различении ими формы объектов. Это было доказано в опытах Б.Б. Бойкотта и Дж. З. Янга. Оказалось, что осьминоги могут не только воспринимать форму объектов, но и различать их относительный размер, а также положение в пространстве (например, отличали вертикальный прямоугольник от горизонтального). Всего эти головоногие моллюски различали более 46 различных форм.

У высших беспозвоночных появляется уже зачатки общения, которое особенно развито у животных, ведущих групповой образ жизни (пчелы, муравьи). Именно у этих насекомых появилась возможность передавать информацию с помощью специальных сигнальных действий. Весьма выражено у беспозвоночных и территориальное поведение. Его зачатки можно обнаружить уже у дождевых червей. У высших беспозвоночных хорошо выражены маркировка индивидуального участка, своеобразное совмещение территориального поведения и передачи информации.

Уже на низшем уровне развития перцептивной психики представлены все те прогрессивные признаки, которые характеризуют перцептивную психику вообще, но во многих отношениях поведение относящихся сюда животных носит и примитивные черты, сближающие его с поведением нижестоящих животных. Поведение по-прежнему ориентировано на отдельные свойства предметов, предметное восприятие выражено слабо. В поведении преобладают жестко запрограммированные элементы, в нем очень мало гибкости. Одновременно с этим на данном уровне развития психики появляется четко выраженный активный поиск положительных раздражителей, таксисное поведение получает мощное развитие. Налицо все виды высших таксисов, включая мнемотаксисы. Именно мнемотаксисы играют важную роль в пространственной ориентации, а в заучивании ориентиров уже проявляется способность к изменению поведения, т. е. к научению.

Хотя у беспозвоночных, в частности насекомых, накопление индивидуального опыта, научение играют существенную роль, наблюдаются и определенная противоречивость в процессах научения, сочетание прогрессивных и примитивных черт. Хорошо заметен переходный этап между инстинктивным поведением и истинным научением, что и помещает

данный уровень развития психики между элементарной сенсорной и развитой перцептивной психикой.

Само инстинктивное поведение представлено уже развитыми новыми категориями, такими как групповое поведение, общение. На современном этапе развития науки лучше всего изучен язык пчел, доказано, что у этих насекомых хорошо развиты сложные формы общения. Самые сложные формы инстинктивного поведения закономерно сочетаются у них с наиболее разнообразными и сложными проявлениями научения, что обеспечивает не только исключительную согласованность действий всех членов пчелиной семьи, но и максимальную пластичность поведения особи. Психические способности пчел (как и некоторых других высших насекомых) в некоторых отношениях, очевидно, уже выходят за рамки низшего уровня перцептивной психики.

На низшем уровне перцептивной психики находится и ряд представителей низших позвоночных. Основная причина этого – их относительно малые размеры. Все беспозвоночные живут в условиях (температура, освещение), в корне отличных от условий обитания крупных позвоночных. Уже поэтому психическое отражение действительности у насекомых, как и у большинства других беспозвоночных, не может не быть принципиально иным, чем у позвоночных. По общим признакам психического отражения, свойственного данному уровню, можно сделать вывод, что у насекомых наблюдается типичное проявление низшего уровня перцептивной психики, но в формах, отвечающих тем особым условиям жизни этих животных, о которых говорилось выше.

Высший уровень развития перцептивной психики. Доказано, что в ходе эволюционного процесса в животном мире образовались как бы три отдельно стоящие вершины: позвоночные, насекомые и головоногие моллюски. Все эти группы довольно рано отмежевались от общего эволюционного ствола и независимо друг от друга достигли вершин развития. Именно у этих животных наблюдаются наиболее сложные формы поведения и психического отражения, обусловленные высоким развитием уровня строения и жизнедеятельности. Представители всех названных групп способны к предметному восприятию, но лишь у позвоночных оно получило полное развитие. Неудивительно, что высшего уровня развития перцептивной психики в ходе эволюции достигли только позвоночные, да и то далеко не все представители этого типа. Лишь у высших позвоночных обнаруживаются все наиболее сложные проявления психической деятельности, которые вообще встречаются в мире животных.

Высокое развитие психической деятельности позвоночных напрямую связано с усложнением их организации, разнообразием движений, усложнением строения нервной системы и органов чувств. Все основные проявления психической деятельности, свойственной животным, описанные в других разделах книги, характерны именно для позвоночных. Рассмотрим наиболее важные из этих проявлений.

В первую очередь это *манипулирование.* Конечности животных, изначально выполнявшие только опорную и локомоторную функции, по мере развития получили ряд дополнительных функций, одной из которых и является манипулирование. Для зоопсихолога особый интерес представляет манипулирование передними конечностями, которое в итоге привело к возникновению орудийной деятельности приматов и послужило биологической предпосылкой зарождения трудовых действий у древнейших людей. Манипулирование свойственно в основном приматам, заметно реже оно наблюдается у представителей других отрядов млекопитающих. При манипулировании животное всесторонне знакомится с предметом, больше узнает о его свойствах. При соответствующих условиях животные получают наиболее всеобъемлющую и разнообразную информацию, необходимую для развития высших форм психической активности. Оказалось, что медведи владеют тремя способами фиксации объекта на весу, еноты – шестью, низшие обезьяны и полуобезьяны – тремя десятками таких способов! К тому же только обезьяны обладают различными двигательными возможностями, достаточными для того, чтобы произвести подлинный деструктивный анализ (расчленение) объекта на весу. Разновидностью манипулирования

является и комфортное поведение, хорошо развитое у многих высших позвоночных.

На данном этапе развития перцептивной психики получили свое развитие также зрительные обобщения и формирование представления. Известно, что подлинное восприятие предметных компонентов среды возможно только на основе способности к анализу и обобщению, поскольку только таким способом можно узнавать постоянно меняющиеся компоненты среды. Все позвоночные начиная с рыб способны к предметному восприятию, в частности к восприятию форм. Высшие позвоночные способны к обобщению, т. е. в опытах они узнают объект, если он не только поменял свое место, но и изменил положение в пространстве. Например, млекопитающие могут быстро узнавать треугольники разного размера и разным образом ориентированные в плоскости. При соответствующем научении высшие позвоночные в состоянии даже в очень сложных ситуациях вычленять существенные детали в воспринимаемых объектах и узнавать эти объекты в сильно измененном виде. Отсюда напрашивается вывод о наличии у позвоночных достаточно сложных общих представлений.

Наличие у позвоночных представлений, выражающихся в отсроченных реакциях, и способности к нахождению обходных путей (включая явления экстраполяции), придает их поведению исключительную гибкость и намного повышает эффективность их действий на поисковых этапах поведенческих актов. Однако способность к обобщению не указывает на высокий уровень психического развития организма. Эта способность служит в первую очередь предпосылкой к развитию сложных навыков, которые составляют основное содержание накопления индивидуального опыта не только в сенсорной, но и в эффекторной сфере деятельности организма.

У высших позвоночных заметно усложняются и процессы общения. У них очень разнообразны средства коммуникации, которые включают в себя элементы различной модальности, например ольфакторные, тактильные. Ольфакторная коммуникация досталась им в наследство от территориального поведения, когда животные активно маркировали границы собственных участков.

Компоненты инстинктивного поведения позвоночных, служащие для общения, в той или иной степени ритуализованы. *Оптическое* общение осуществляется с помощью характерных поз, телодвижений, которые заметно упрощены и имеют четкую последовательность действий. В первую очередь они служат для биологического разграничения видов и в большей степени выражены у близкородственных видов. Конкретные формы оптического общения у высших позвоночных отличаются большим разнообразием и дифференцированностью. У млекопитающих оптическое общение нередко сочетается с ольфакторным, выделение систем общения по отдельным модальностям у этих животных в большой степени условно. В той или иной степени это касается и акустических сигналов, которые у млекопитающих зачастую сопровождаются характерными позами. Наиболее развита звуковая сигнализация у птиц, она охватывает практически все сферы их жизнедеятельности. Большое значение имеют не только четкие межвидовые различия акустического общения, но и различия индивидуальные, по которым особи узнают друг друга.

Таким образом, можно сказать, что на высшем уровне развития перцептивной психики формируются все основные формы поведения животных, а более древние из этих форм, возникшие на ранних стадиях эволюции психики, достигают своего высшего развития.

Сложные навыки представляют собой исключительно динамические моторно-рецепторные системы, обеспечивающие на основе высокоразвитой ориентировочной деятельности выработку весьма пластичных двигательных программ. У высших животных наблюдается слияние ориентировочного процесса с двигательной активностью, и принятие верных решений в меняющихся условиях среды производится на основе высокоразвитого чувственного обобщения. Подобные сложные навыки, свойственные высшим позвоночным, стали предпосылками для развития высших форм психической деятельности животных – интеллектуальных действий.

Проблема интеллекта животных. Общепризнано, что интеллектуальное поведение является вершиной психического развития животных. В ходе многочисленных экспериментов доказано, что интеллектуальная деятельность характерна только для высших позвоночных, но, в свою очередь, не ограничивается одними приматами. Следует помнить, что интеллектуальное поведение животных является не чем-то обособленным, из ряда вон выходящим, это лишь одно из проявлений единой психической деятельности с ее врожденными и благоприобретаемыми аспектами. По мнению К. Фабри, «...интеллектуальное поведение не только теснейшим образом связано с разными формами инстинктивного поведения и научения, но и само складывается (на врожденной основе) из индивидуально-изменчивых компонентов поведения. Оно является высшим итогом и проявлением индивидуального накопления опыта, особой категорией научения с присущими ей качественными особенностями. Поэтому интеллектуальное поведение дает наибольший приспособительный эффект... при резких, быстро протекающих изменениях в среде обитания».[29]

Основной предпосылкой развития интеллекта является манипулирование. В первую очередь это относится к обезьянам, для которых данный процесс служит источником наиболее полных сведений о свойствах и структуре предметных компонентов среды. В ходе манипулирования, особенно при выполнении сложных манипуляций, обобщается опыт деятельности животного, формируются обобщенные знания о предметных компонентах окружающей среды, и именно этот обобщенный двигательно-сенсорный опыт составляет главнейшую основу интеллекта обезьян. При манипулировании животное получает информацию одновременно по ряду сенсорных каналов, но преобладающее значение у обезьян имеет сочетание кожно-мышечной чувствительности рук со зрительными ощущениями. Кроме того, в обследовании объекта манипулирования участвуют обоняние, вкус, тактильная чувствительность околоротовых вибрисс, иногда слух. Животные получают комплексную информацию об объекте как о едином целом, обладающем разнокачественными свойствами. Именно в этом и заключается значение манипулирования как основы интеллектуального поведения.

Первостепенное значение для интеллектуального поведения имеют *зрительные обобщения,* также хорошо представленные у высших позвоночных. По экспериментальным данным, кроме приматов, зрительное обобщение хорошо развито у крыс, некоторых хищных млекопитающих, из птиц – у врановых. У этихживотных зрительное обобщение зачастую близко к абстрагированию, свойственному мыслительным процессам.

Другой элемент интеллектуального поведения, направленный в двигательную сферу, подробно изучается у позвоночных с помощью метода проблемного ящика. Животные вынуждены решать сложные предметные задачи, находить последовательность отпирания различных запоров и задвижек, чтобы выбраться из клетки или добраться до лакомства. Доказано, что высшие позвоночные решают предметные задачи гораздо хуже, чем задачи, основанные на применении локомоторных функций. Это можно объяснить тем, что в психической деятельности животных преобладает познавание пространственных отношений, постигаемых ими с помощью локомоторных действий. Только у обезьян и некоторых других млекопитающих за счет развития манипуляционной деятельности прекращают доминировать локомоторные действия, животные легче абстрагируются и соответственно лучше решают предметные задачи.

Важной предпосылкой интеллектуального поведения, по мнению К. Фабри, является способность к широкому переносу навыков в новые ситуации. Эта способность вполне развита у высших позвоночных, хотя и проявляется у разных животных в разной степени. Основные лабораторные эксперименты в данном направлении проводились на обезьянах, собаках и крысах. По словам К. Фабри, «способности высших позвоночных к

---

[29] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

разнообразному манипулированию, кширокому чувственному (зрительному) обобщению, к решению сложных задач и переносу сложных навыков в новые ситуации, к полноценной ориентации и адекватному реагированию в новой обстановке на основе прежнего опыта являются важнейшими элементами интеллекта животных. И все же сами по себе эти качества еще недостаточны, чтобы служить критериями интеллекта, мышления животных».[30]

Какими же основными критериями обладает интеллектуальное поведение животных? Одной из основных особенностей интеллекта является то, что при этой деятельности в дополнение к обычному отражению предметов возникает также отражение их отношений и связей. В зачаточных формах это было представлено еще при формировании сложных навыков. Любое интеллектуальное действие состоит как минимум из двух фаз: фазы подготовки действия и фазы осуществления действия. Именно наличие *фазы подготовки* является характерной чертой интеллектуального действия. По мнению А.Н. Леонтьева, интеллект впервые возникает там, где возникает процесс подготовки возможности осуществить ту или иную операцию или навык.

В ходе эксперимента можно четко разграничить основные фазы интеллектуального действия. Например, обезьяна берет палку и в следующее мгновение с ее помощью пододвигает к себе банан, или же она предварительно строит пирамиду из пустых ящиков, чтобы сорвать с веревки подвешенную под потолком приманку. Н.Н. Ладыгина-Котс детально изучала у шимпанзе процесс подготовки и даже изготовления орудия, необходимого для решения технически несложной задачи – выталкивания приманки из узкой трубки. На глазах у шимпанзе в трубку закладывалась приманка таким образом, что ее нельзя было достать просто пальцами. Одновременно с трубкой животному давали различные предметы, пригодные для выталкивания корма. После того как проводилось некоторое усовершенствование предмета, используемого для доставания корма, подопытная обезьяна вполне (хотя и не всегда немедленно) справлялась со всеми поставленными задачами.

Во всех этих опытах хорошо видны две фазы интеллектуального действия: первая, подготовительная фаза – подготовка орудия, вторая фаза – доставание приманки с помощью этого орудия. Первая фаза вне связи со следующей фазой лишена какого бы то ни было биологического смысла. Вторая фаза – *фаза осуществления деятельности* – в целом направлена на удовлетворение определенной биологической потребности животного (в описанных опытах – пищевой).

Еще одним важным критерием интеллектуального поведения является то обстоятельство, что при решении задачи животное пользуется не одним стереотипно выполняемым способом, а пробует разные способы, которые являются результатом ранее накопленного опыта. Животные пытаются произвести не различные действия, а различные операции и в конечном счете могут решить задачу разными способами. Например, из ящиков можно построить пирамиду, чтобы сорвать висящий банан, а можно разобрать ящик на части и попытаться сбить лакомство отдельными дощечками. Операция перестает быть неподвижно связанной с деятельностью, отвечающей определенной задаче. Именно этим интеллект заметно отличается от любых, даже самых сложных, навыков. Так как интеллектуальное поведение животных характеризуется отражением не просто предметных компонентов среды, а отражает отношения между ними, здесь осуществляется и перенос операции не только по принципу сходства вещей (например, преград), с которыми она была связана, но и по принципу сходства отношений, связей вещей, которым она отвечает.

Несмотря на высокий уровень развития, интеллект млекопитающих, в частности обезьян, имеет четкую биологическую ограниченность. Наравне с другими формами поведения он всецело определяется образом жизни и биологическими закономерностями, за

[30] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

рамки которых животное перешагнуть не может. Это показывают многочисленные наблюдения за человекообразными обезьянами в природе. Так, шимпанзе сооружают довольно сложные плетеные гнезда, в которых проводят ночь, но никогда не строят даже простейших навесов от дождя и во время тропических ливней нещадно мокнут. В природных условиях обезьяны редко пользуются орудиями, предпочитая при необходимости добывать более доступные корма, чем тратить время и силы на добычу труднодоступных.

Ограниченность интеллектуального поведения была показана и в многочисленных экспериментах, проводимых Ладыгиной-Котс над человекообразными обезьянами. Например, самец шимпанзе допускал порой глупые ошибки при употреблении предметов, предоставленных ему для выталкивания приманки из трубы. Он пытался втолкнуть в трубу кусок фанеры вопреки явному несоответствию ее ширины диаметру трубы и принимался обгрызать его лишь после ряда таких неудачных попыток. По мнению Ладыгиной-Котс, шимпанзе «не в состоянии схватить сразу существенные особенности в новой ситуации».[31]

Даже самые сложные проявления интеллекта обезьян представляют собой в конечном итоге не что иное, как применение в новых условиях филогенетически выработанного способа действия. Обезьяны способны притягивать к себе плод с помощью палки только потому, что в природных условиях им часто приходится пригибать ветку с висящим на ней плодом. Именно биологическая обусловленность всей психической деятельности обезьян, включая антропоидов, является причиной ограниченности их интеллектуальных способностей, неспособности к установлению мысленной связи между одними лишь представлениями и их комбинированием в образы. Неспособность мысленно оперировать представлениями приводит обезьян и к неспособности понимать истинные причинно-следственные связи, поскольку это возможно лишь с помощью понятий, которые у обезьян, как и у всех других животных, полностью отсутствуют.

Между тем на данном этапе развития науки проблема интеллекта животных изучена недостаточно. По существу до сих пор проведены обстоятельные экспериментальные исследования только над обезьянами, преимущественно высшими, в то время как возможность интеллектуальных действий у других позвоночных практически не подтверждена доказательными экспериментальными данными. Вместе с тем ошибочно считать, что интеллект присущ только приматам. Скорее всего, объективные исследования будущих зоопсихологов помогут пролить свет на этот непростой, но очень интересный вопрос.

Тема 7
Психика человека

7.1. Эволюция психики человека в филогенезе. Происхождение трудовой деятельности, общественных отношений и членораздельной речи

На самых ранних этапах эволюции человек, обращая внимание на различия и сходства в поведении животных, пытался осознать свое отношение к животному миру. В пользу этого факта говорит та особая роль, которую человек отводил поведению животных, отражая ее в различных обрядах, сказках, легендах. Легенды и обряды такого типа создавались независимо друг от друга на разных континентах и имели большое значение в формировании сознания первобытного человека.

Гораздо позже, с зарождением научного мышления, проблемы поведения животного, его психики, поиска «души» стали неотъемлемой частью множества философских

[31] Ладыгина-Котс Н.Н. Предпосылки человеческого мышления. М., 1965.

концепций. Одни мыслители древности признавали близкое родство человека и животных, ставя их на одну ступеньку психического развития, другие же категорически отрицали малейшую связь психической деятельности человека с аналогичной деятельностью животных. Именно мировоззренческие взгляды античных ученых на многие столетия определили толкование поведенческой и психической деятельности животных.

Последующий всплеск интереса к психической деятельности человека в сравнении с психической активностью животных был связан с развитием эволюционного учения. Ч. Дарвин и его последователи односторонне подчеркивали сходство и родство всех психических явлений, начиная от низших организмов и заканчивая человеком. Дарвин категорически отрицал тот факт, что между психикой человека и психикой животных существуют какие-либо различия. В своих работах он очень часто приписывал животным человеческие мысли, чувства. Такое одностороннее понимание генетического родства психики животного и человека было подвергнуто критике В.А. Вагнером.

Вагнер настаивал на том, что сравнивать следует не психику человека и животных, а психику форм, присущих предыдущей и последующей группе животных. Он указывал на наличие общих законов эволюции психики, без познания которых невозможно понимание человеческого сознания. Только такой подход, по мнению этого ученого, мог позволить достоверно выявить предысторию антропогенеза и правильно разобраться в биологических предпосылках зарождения человеческой психики.

В настоящее время о процессе антропогенеза, равно как и о происхождении человеческого сознания, мы можем судить только косвенно, по аналогии с ныне живущими животными. Но не следует забывать, что все эти животные прошли длительный путь адаптивной эволюции и на их поведение наложила глубокий отпечаток специализация к условиям существования. Так, у высших позвоночных в эволюции психики наблюдается ряд боковых ответвлений, не имеющих отношения к линии, ведущей к антропогенезу, а отражающих лишь специфическую биологическую специализацию отдельных групп животных. Например, ни в коем случае нельзя сравнивать поведение предков человека и поведение птиц или поведение многих высокоразвитых млекопитающих. Даже ныне живущие приматы скорее всего пошли по регрессивному пути эволюции, и все они в настоящее время находятся на более низком уровне развития, чем предок человека. Любые, даже наиболее сложные, психические способности обезьян, с одной стороны, всецело определяются условиями их жизни в естественной среде, их биологией, а с другой стороны – служат только приспособлению к этим условиям.

Обо всех этих фактах следует помнить при поисках биологических корней антропогенеза и биологических предпосылках зарождения человеческого сознания. По поведению ныне существующих обезьян, равно как и других животных, мы можем судить только о направлении психического развития и общих закономерностях этого процесса на длительном пути антропогенеза.

Происхождение трудовой деятельности. Общеизвестно, что основными факторами развития человеческого сознания являются трудовая деятельность, членораздельная речь и созданная на их основе общественная жизнь. На современном этапе для зоопсихологов наиболее важной задачей представляется изучение путей развития трудовой деятельности человека на примере использования орудийной деятельности высшими животными. Труд с самого своего зарождения был ручным. Человеческая рука – это в первую очередь орган труда, но и развилась она благодаря труду. Развитие и качественные преобразования руки человека занимают центральное место в антропогенезе как в физическом, так и в психическом отношении. Важнейшую роль играют ее хватательные способности – явление, довольно редкое в животном мире.

Все биологические предпосылки трудовой деятельности следует искать в особенностях хватательных функций передних конечностей млекопитающих. В связи с этим встает резонный вопрос: почему именно обезьяны, а не другие животные с хватательными передними конечностями стали предками человека? Этой проблемой длительное время

занимался К.Э. Фабри, изучая в сравнительном аспекте взаимоотношения между главной (локомоторной) и дополнительными (манипуляционными) функциями передних конечностей у обезьяны и других млекопитающих. В результате многочисленных экспериментов он пришел к выводу, что для процесса антропогенеза важную роль играют антагонистические отношения между главной и дополнительными функциями передних конечностей. Способность к манипулированию возникла в ущерб основным функциям, в частности быстрому бегу. У большинства животных с хватательными передними конечностями (медведи, еноты) манипуляционные действия отходят на второй план, являются как бы не особо важным придатком, без которого животное, в принципе, может прожить. Большинство этих животных ведут наземный образ жизни, и основная функция их передних конечностей – двигательная.

Исключение составляют приматы. Первичная форма их передвижения – лазанье путем хватания веток, и эта форма составляет основную функцию их конечностей. При подобном способе передвижения усиливается мускулатура пальцев, увеличивается их подвижность, а главное, большой палец противопоставляется остальным. Такое строение кисти определяет способность обезьян к манипулированию. Только у приматов, по мнению Фабри, главная и дополнительная функции передних конечностей не находятся в антагонистических отношениях, а гармонично сочетаются друг с другом. В результате гармоничного сочетания локомоции и манипуляционных действий стало возможным развитие двигательной активности, которое возвысило обезьян над остальными млекопитающими и в дальнейшем заложило основу для формирования специфических двигательных возможностей руки человека.

Эволюция кисти приматов шла одновременно в двух направлениях: 1) увеличение гибкости и вариабельности хватательных движений; 2) увеличение полного обхватывания предметов. В результате этого двустороннего развития кисти стало возможным использование орудий труда, что можно считать первой ступенью антропогенеза.

Одновременно с прогрессивными изменениями в строении передних конечностей происходили и глубокие коррелятивные изменения поведения предков человека. У них развивается кожно-мышечная чувствительность руки, которая через некоторое время приобретет ведущее значение. Тактильная чувствительность взаимодействует со зрением, возникает взаимообусловленность этих систем. По мере того как зрение начинает частично передавать свои функции кожной чувствительности, движения рук с его помощью контролируются и корректируются, становятся более точными. В животном мире только у обезьян существуют взаимоотношения между зрением и движениями рук, которые являются одной из важнейших предпосылок антропогенеза. Ведь без такого взаимодействия, без зрительного контроля за действиями рук невозможно представить себе зарождение даже простейших трудовых операций.

Взаимодействие зрения и тактильно-кинестетической чувствительности рук находит конкретное воплощение в чрезвычайно интенсивной и многообразной манипуляционной активности обезьян. Изучением трудовой деятельности обезьян занимались многие советские зоопсихологи (Н.Н. Ладыгина-Котс, Н.Ю Войтонис, К.Э. Фабри и др.). В результате многочисленных экспериментов было выявлено, что и низшие, и высшие обезьяны осуществляют в ходе манипулирования практический анализ объекта. Например, они пытаются разломать попавший к ним в руки предмет, исследуют различные его детали. Но у высших обезьян, в частности у шимпанзе, присутствуют также действия по синтезу предметов. Они могут пытаться скрутить отдельные детали, свинтить их, переплести. Подобные действия наблюдаются у человекообразных обезьян и в дикой природе, при постройке гнезд.

Помимо конструктивной деятельности, у некоторых обезьян, в частности шимпанзе, выделяют еще некоторые виды деятельности, которые проявляются при манипулировании предметами – это ориентировочно-обследующая, обрабатывающая, двигательно-игровая, орудийная деятельность, а также сохранение или отвергание предмета. Объектами

ориентировочно-обследующей, обрабатывающей и конструктивной деятельности чаще всего являются предметы, которые нельзя использовать в пищу. Орудийная деятельность у шимпанзе представлена довольно слабо. Объяснить такое разделение форм различной деятельности можно, проанализировав особенности жизни этих обезьян в естественных условиях. Ориентировочно-обследующая и обрабатывающая деятельность занимает в поведении шимпанзе большое место, что объясняется разнообразием растительных кормов и сложными условиями, в которых приходится отличать съедобное от несъедобного. Крометого, пищевые объекты обезьян могут иметь сложную структуру, и, чтобы достичь съедобных частей (извлечь личинки насекомых из пней, снять оболочку с плодов деревьев), потребуется приложить усилия.

Конструктивная деятельность шимпанзе, помимо гнездостроения, развита очень слабо. В условиях неволи эти обезьяны могут переплетать прутики и веревки, скатывать шарики из глины, но такое поведение направлено не на получение конечного результата, а наоборот, чаще всего переходит в деструктивное, в стремление что-то разломать, расплести. Объясняется такой тип поведения тем, что в естественных условиях орудийная деятельность шимпанзе представлена крайне слабо, так как обезьяна не нуждается в подобном типе поведения для достижения своих целей. В природных условиях орудия используются крайне редко. Наблюдались случаи извлечения термитов из их построек с помощью веточек или соломинок или собирания влаги из углублений в стволе дерева с помощью жеваного комка листьев. В действиях с веточками наибольший интерес представляет то обстоятельство, что прежде чем пользоваться ими как орудиями, шимпанзе (как в описанных ранее опытах Ладыгиной-Котс) отламывают мешающие им листья и боковые побеги.

В лабораторных условиях у шимпанзе могут формироваться довольно сложные орудийные действия. Это служит доказательством тому, что получаемые в экспериментальных условиях данные свидетельствуют лишь о потенциальных психических способностях обезьян, но не о характере их естественного поведения. Применение орудий можно считать индивидуальной, а не видовой чертой поведения обезьян. Только в особых условиях подобное индивидуальное поведение может стать достоянием всей группы или стаи. Следует постоянно иметь в виду биологическую ограниченность орудийных действий антропоидов и тот факт, что здесь мы имеем дело явно с рудиментами прежних способностей, с угасшим реликтовым явлением, которое может полностью развиться только в искусственных условиях зоопсихологического эксперимента.

Можно предположить, что у ископаемых антропоидов – предков человека – употребление орудий было развито значительно лучше, чем у современных человекообразных обезьян. По нынешнему состоянию орудийной деятельности у низших и высших обезьян мы можем судить об основных направлениях трудовой деятельности наших ископаемых предков, а также об условиях, в которых зародились первые трудовые действия. Предпосылкой трудовой деятельности служили, по-видимому, действия, выполняемые и современными антропоидами, а именно очищение веток от листьев и боковых сучков, расщепление лучины. Но у первых антропоидов эти орудия выступали еще не в качестве орудий труда, а скорее были средством биологической адаптации к определенным ситуациям.

По мнению К.Э. Фабри, предметная деятельность в обычных формах не могла выйти за рамки биологических закономерностей и перейти в трудовую деятельность. Даже высшие проявления манипуляционной (орудийной) деятельности у ископаемых человекообразных обезьян навсегда остались бы не более чем формами биологической адаптации, если бы у непосредственных предков человека не наступили коренные изменения в поведении, аналоги которых Фабри обнаружил у современных обезьян при известных экстремальных условиях. Это явление получило название «компенсаторное манипулирование». Суть его заключается в том, что в лабораторной клетке при минимуме предметов исследования у обезьян наблюдается заметная перестройка манипуляторной активности, и животное начинает «создавать» намного больше предметов, чем в естественных условиях, где предметы для

обычного разрушительного манипулирования имеются в достатке. В условиях клеточного содержания, когда почти полностью отсутствуют предметы для манипулирования, нормальная манипуляционная деятельность обезьян концентрируется на тех немногих предметах, которыми они могут располагать (или которые им дает экспериментатор). Естественная потребность обезьян в манипулировании многочисленными разнообразными предметами компенсируется в резко обедненной предметными компонентами среде качественно новой формой манипулирования – компенсаторным манипулированием.

Только в результате коренных перестроек предметных действий, в процессе эволюции и могла развиваться трудовая деятельность. Если обратиться к природным условиям зарождения человечества, можно отметить, что для них на самом деле было характерно резкое обеднение среды обитания наших животных предков. Быстро сокращались площади тропических лесов, и многие их обитатели, в том числе и обезьяны, оказались на разреженной или полностью открытой местности, в среде, более однообразной и бедной объектами для манипулирования. В числе этих обезьян были и близкие к предку человека формы (рамапитек, парантроп, плезиантроп, австралопитек), а также, очевидно, и наш непосредственный верхнеплиоценовый предок.

Переход животных, строение и поведение которых формировалось в условиях лесной жизни, в качественно иную среду обитания был сопряжен с большими трудностями. Почти все антропоиды вымерли. В новых условиях обитания преимущество получили те антропоиды, у которых на основе первоначального способа передвижения по деревьям развилось прямохождение. Животные, у которых передние конечности освободились, оказались в биологически более выгодном положении, так как они смогли использовать свободные конечности для развития и совершенствования орудийной деятельности.

Из всех антропоидов открытых пространств уцелел единственный вид, который и стал впоследствии предком человека. По мнению большинства антропологов, он смог выжить в меняющихся условиях среды только благодаря успешному использованию природных предметов в качестве орудий, а затем – употреблению искусственных орудий.

Не следует, однако, забывать, что орудийная деятельность смогла выполнить свою спасительную роль только после глубокой качественной перестройки. Необходимость такой перестройки была обусловлена тем, что манипуляционная активность (жизненно необходимая для нормального развития и функционирования двигательного аппарата) в условиях резко обедненной среды открытых пространств должна была компенсироваться. Возникли формы «компенсаторного моделирования», которые со временем повлекли за собой высокую концентрацию элементов психомоторной сферы, что подняло орудийную деятельность нашего животного предка на качественно новую ступень.

Дальнейшее развитие трудовой деятельности невозможно представить без использования разнообразных орудий, а также появления специальных орудий труда. Непосредственно орудием может служить любой предмет, используемый животным для решения определенной задачи, но орудие труда непременно должно специально изготавливаться для определенных трудовых операций и предполагает знание о будущем его применении. Изготавливается этот тип орудия заранее, до того как его применение станет необходимым. Изготовление орудия труда можно объяснить только предвидением возникновения ситуаций, в которых без него не обойтись.

У современных обезьян за любым орудием не закрепляется его особое значение. Предмет служит орудием только в конкретной ситуации, и, утрачивая необходимость применения, оно теряет и свое значение для животного. Операция, произведенная обезьяной с помощью орудия, не фиксируется за этим орудием, вне его непосредственного применения она относится к нему безразлично, а потому и не хранит постоянно в качестве орудия. Изготовление же орудий труда, их хранение предполагает предвидение возможных причинно-следственных отношений в будущем. Современные обезьяны не способны постичь такие отношения даже при подготовке орудия к непосредственному применению в ходе решения задачи.

В отличие от обезьян человек хранит изготовленные им орудия. Более того, в самих орудиях сохраняются осуществляемые человеком способы воздействия на объекты природы. Даже при индивидуальном изготовлении орудие является общественным предметом. Употребление его выработано в процессе коллективного труда и особым образом закреплено. По мнению К. Фабри, «каждое орудие человека является материальным воплощением определенной общественно выработанной трудовой операции».[32]

Возникновение труда коренным образом перестроило все поведение антропоидов. Из общей деятельности, направленной на непосредственное удовлетворение потребности, выделяется действие специальное, не направляемое непосредственным биологическим мотивом и получающее свой смысл лишь при дальнейшем использовании его результатов. Такое изменение поведения знаменовало начало общественной истории человечества. В дальнейшем общественные отношения и формы действия, не направляемые биологическими мотивами, становятся для поведения человека основополагающими.

Изготовление орудия труда (например, обтесывание одного камня с помощью другого) требует участия сразу двух объектов: первого, которым производятся изменения, и второго, на который эти изменения направлены и который в результате становится орудием труда. Воздействие одного предмета на другой, потенциально могущий стать орудием, наблюдается и у обезьян. Однако эти животные обращают внимание на изменения, происходящие с объектом непосредственного воздействия (орудием), а не на изменения, происходящие с обрабатываемым объектом, который служит не более чем субстратом. В этом отношении обезьяны ничем не отличаются от других животных. Их орудийные действия прямо противоположны орудийным действиям человека – для него наиболее важны изменения, происходящие со вторым объектом, из которого после ряда операций получается орудие труда.

От создания первых орудий труда наподобие ручного рубила синантропа до создания разнообразных совершенных орудий труда человека современного типа (неоантропа) прошли сотни тысяч лет. Но следует отметить, что уже на начальных стадиях развития материальной культуры можно видеть огромное разнообразие типов орудий, в том числе составных (наконечники дротиков, кремневые вкладыши, иглы, копьеметалки). Позже появились каменные орудия, например топор или мотыга.

Наряду с бурным развитием материальной культуры и психической деятельности с начала эпохи позднего палеолита резко затормозилось биологическое развитие человека. У древнейших и древних людей соотношение было обратным: при чрезвычайно интенсивной биологической эволюции, выражавшейся в большой изменчивости морфологических признаков, техника изготовления орудий труда развивалась чрезвычайно медленно. На этот счет существует известная теория Я.Я. Рогинского, которая получила название «единый скачок с двумя поворотами». По этой теории у древнейших людей одновременно с зарождением трудовой деятельности (первый поворот) появились новые социально-исторические закономерности. Но вместе с этим на предков современного человека в течение длительного времени действовали и биологические закономерности. Постепенное накопление нового качества привело на завершающем этапе этого развития к крутому (второму) повороту, который состоял в том, что эти новые социальные закономерности стали играть определяющую роль в жизни и дальнейшем развитии людей. В результате второго поворота в позднем палеолите и возник современный человек – неоантроп. После его появления биологические закономерности окончательно утратили ведущее значение и уступали место закономерностям общественным. Рогинский подчеркивает, что только с появлением неоантропа социальные закономерности становятся действительно господствующим фактором в жизни человеческих коллективов.

Если следовать этой концепции, первые трудовые действия человека выполнялись еще

---

[32] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

в форме сочетания компенсаторного манипулирования и обогащенной им орудийной деятельности, о чем упоминал в своих работах Фабри. По прошествии длительного времени новое содержание предметной деятельности приобрело новую форму в виде специфически человеческих трудовых движений, не свойственных животным. Таким образом, на первых порах большому влиянию биологических закономерностей, унаследованных от животных предков человека, соответствовала внешне несложная и однообразная предметная деятельность первых людей. В конечном счете как бы под прикрытием этих биологических закономерностей возникла трудовая деятельность, сформировавшая человека.

Проблема зарождения общественных отношений и членораздельной речи. Уже в самом начале трудовой деятельности зародились и первые общественные отношения. Труд изначально был коллективным, общественным. С момента своего появления на земле обезьяны жили крупными стадами или семьями. Все биологические предпосылки общественной жизни человека следует искать в предметной деятельности их предков, выполняемой в условиях коллективного образа жизни. Но необходимо помнить и еще об одной особенности трудовой деятельности. Даже самая сложная орудийная деятельность не имеет характера общественного процесса и не определяет собой отношений между членами сообщества. Даже у животных с наиболее развитой психикой структура сообщества никогда не формируется на основе орудийной деятельности, не зависит от нее, а тем более не опосредуется ею.

Человеческое общество не подчиняется законам группового поведения животных. Оно возникло на основе других мотиваций и имеет свои законы развития. К.Э. Фабри по этому поводу писал: «Человеческое общество не просто продолжение или усложнение сообщества наших животных предков, и социальные закономерности не сводимы к этологическим закономерностям жизни обезьяньего стада. Общественные отношения людей возникли, наоборот, в результате ломки этих закономерностей, в результате коренного изменения самой сущности стадной жизни зарождающейся трудовой деятельностью».[33]

Поисками биологических предпосылок общественной жизни долгое время занимался Н.И. Войтонис. Его многочисленные исследования были направлены на изучение особенностей структуры стада и стадного поведения различных обезьян. По мнению Н.И. Войтониса и НА Тих, потребность обезьян в стадном образе жизни зародилась еще на низшем уровне эволюции приматов и достигла расцвета у современных павианов, а также у живущих семьями человекообразных обезьян. У животных предков человека прогрессивное развитие стадности также проявилось в формировании прочных внутристадных отношений, которые оказались, в частности, особенно полезными при совместной охоте с помощью естественных орудий. У непосредственных предков человека подростки должны были, очевидно, усваивать традиции и умения, сформировавшиеся у предшествующих поколений, перенимать опыт старших членов сообщества, а последним, особенно самцам, следовало не только проявлять не только взаимную терпимость, но и уметь сотрудничать, согласовывать свои действия. Всего этого требовала сложность совместной охоты с применением различных предметов (камней, палок) в качестве орудий охоты. Одновременно на данном этапе впервые в эволюции приматов сложились условия, когда появилась необходимость в обозначении предметов: без этого нельзя было обеспечить согласованность действий членов стада при совместной охоте.

По мнению Фабри, большое значение на ранних стадиях формирования человеческого общества играло особое явление, названное им «демонстрационное манипулирование». У ряда млекопитающих описаны случаи, когда одни животные наблюдают за манипуляционными действиями других животных. Это явление наиболее типично для обезьян, которые в большинстве случаев оживленно реагируют на манипуляционные действия другой особи. Иногда животные дразнят друг дружку предметами манипуляции,

[33] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

нередко манипулирование переходит в игры, а в некоторых случаях и в ссоры. Демонстрационное манипулирование свойственно преимущественно взрослым обезьянам, но не детенышам. Оно способствует тому, что отдельные особи могут ознакомиться со свойствами и структурой предмета, которым манипулирует «актер», даже не прикасаясь к объекту. Такое ознакомление совершается опосредованно: чужой опыт усваивается на расстоянии путем наблюдения за действиями других.

Демонстрационное манипулирование имеет прямое отношение к формированию «традиций» у обезьян, обстоятельно описанное рядом японских исследователей. Подобные традиции образуются в пределах замкнутой популяции и охватывают всех ее членов. В популяции японских макак, живших на небольшом острове, было обнаружено постепенное всеобщее изменение пищевого поведения, что выражалось в освоении новых видов пищи и изобретении новых форм ее предварительной обработки. Основой этого явления служили игры детенышей, а также демонстрационное манипулирование и подражательные действия обезьян.

В демонстрационном манипулировании сочетаются коммуникативные и познавательные аспекты активности: наблюдающие животные получают информацию не только о манипулирующей особи, но и о свойствах и структуре объекта манипулирования. По мнению К.Э Фабри, «демонстрационное манипулирование служило в свое время, очевидно, источником становления чисто человеческих форм общения, так как последние зародились вместе с трудовой деятельностью, предшественником и биологической основой которой и являлось манипулирование предметами у обезьян. Вместе с тем именно демонстрационное манипулирование создает наилучшие условия для совместной коммуникативно-познавательной деятельности, при которой основное внимание членов сообщества обращено на предметные действия манипулирующей особи».[34]

Важной вехой антропогенеза, во многом изменившей дальнейший ход эволюции, стало развитие на определенном этапе общественных отношений *членораздельной речи.*

У современных обезьян средства общения, коммуникации отличаются не только своим многообразием, но и выраженной адресованностью, побуждающей функцией, направленной на изменение поведения членов стада. Но в отличие от коммуникативных действий человека любые коммуникативные действия обезьян не служат орудием мышления.

Изучение коммуникативных способностей обезьян, особенно человекообразных, ведется уже давно и во многих странах. В США ученый Д. Премак длительное время пытался с помощью различных оптических сигналов обучить шимпанзе человеческому языку. У животных вырабатывались ассоциации между отдельными предметами, в качестве которых использовались куски пластика, и пищей. Для того чтобы получить лакомство, обезьяна должна была выбрать из различных предметов нужный и показать его экспериментатору. В основу экспериментов была заложена методика «выбора на образец», разработанная Ладыгиной-Котс. Спомощью этих методов вырабатывались реакции на категории объектов и формировались обобщенные зрительные образы. Это были представления типа «большее» и «меньшее», «одинаковое» и «различное» и сопоставления разного типа, на что животные, стоящие ниже антропоидов, скорее всего, неспособны.

Этот и подобные ему опыты наглядно продемонстрировали исключительные способности человекообразных обезьян к обобщениям и символическим действиям, а также их большие возможности общения с человеком, возникающие в условиях интенсивного обучения с его стороны. Тем не менее такие опыты не доказывают наличия у антропоидов языка с той же структурой, что и у человека. Шимпанзе в буквальном смысле «навязали» человеческий язык, вместо того чтобы попытаться установить контакт на языке, свойственном этому примату. В этом смысле эксперименты такого рода бесперспективны и не могут привести к пониманию сущности языка животного, так как дают лишь

---

[34] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

феноменологическую картину искусственного коммуникационного поведения, внешне напоминающего оперирование языковыми структурами у человека. У обезьян была выработана лишь система общения с человеком в дополнение к тому множеству систем общения человека с животным, которые он создал, начиная со времен одомашнивания диких животных.

По мнению К.Э. Фабри, долгое время занимавшегося проблемой языка человекообразных обезьян, «несмотря на подчас поразительное умение шимпанзе пользоваться оптическими символическими средствами при общении с человеком и, в частности, употреблять их в качестве сигналов своих потребностей, было бы ошибкой толковать результаты подобных опытов как доказательства якобы принципиального тождества языка обезьян и языка человека или вывести из них непосредственные указания на происхождение человеческих форм коммуникации. Неправомерность таких выводов вытекает из неадекватного истолкования результатов этих экспериментов, при котором из искусственно сформированного экспериментатором поведения обезьян выводятся заключения о закономерностях их естественного коммуникационного поведения».[35]

Как отмечал Фабри, «вопрос о семантической функции языка животных еще во многом не ясен, но нет сомнений в том, что ни у одного животного, включая и человекообразных обезьян, нет понятийного мышления. Как уже подчеркивалось, среди коммуникативных средств животных немало „символических“ компонентов (звуков, поз, телодвижений и пр.), но нет абстрактных понятий, нет слов, членораздельной речи, нет кодов, обозначающих предметные компоненты среды, их качества или отношения между ними вне конкретной ситуации. Такой в корне отличный от животного способ общения мог появиться лишь при переходе с биологической на социальную плоскость развития».[36]

Язык животных в общем смысле – понятие весьма условное, на ранних стадиях развития он характеризуется большой обобщенностью передаваемых сигналов. В дальнейшем, при переходе к социальному образу жизни, именно условность сигналов послужила биологической предпосылкой зарождения членораздельной речи в ходе их совместной трудовой деятельности. При этом только зарождающиеся общественно-трудовые отношения могли в полной мере развить эту предпосылку. По мнению большинства ученых, первые языковые сигналы несли информацию о предметах, включенных в совместную трудовую деятельность. В этом состоит их принципиальное отличие от языка животных, который информирует прежде всего о внутреннем состоянии индивидуума. *Основная функция* языка животных состоит в сплочении общества, распознавании отдельных особей, сигнализации о местонахождении, сигнализации об опасности и т. п. Ни одна из этих функций не выходит за рамки биологических закономерностей. Кроме того, язык животных всегда представляет собой генетически фиксированную систему, состоящую из ограниченного количества сигналов, определенного для каждого вида. В отличие от него язык человека постоянно обогащается новыми элементами. Путем создания новых комбинаций человек вынужден постоянно совершенствовать язык, изучать его кодовые значения, учиться понимать и произносить их.

Человеческий язык прошел долгий путь развития параллельно с развитием трудовой деятельности человека и изменением структуры общества. Первоначальные звуки, сопровождающие трудовую деятельность, еще не являлись подлинными словами и не могли обозначать отдельные предметы, их качества или действия, производимые с помощью этих предметов. Зачастую эти звуки сопровождались жестами и были вплетены в практическую деятельность. Понять их можно было, только наблюдая конкретную ситуацию, во время которой эти звуки произносились. Постепенно из двух типов передачи информации –

---

[35] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

[36] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

невербального (с помощью жестов) и голосового – приоритетным стал последний. Это и положило начало развитию самостоятельного звукового языка.

Однако врожденные звуки, жесты, мимика сохраняли свое значение начиная с первобытных людей и дошли до наших дней, но лишь в качестве дополнения к акустическим средствам. Все же длительное время связь этих компонентов оставалась настолько тесной, что один и тот же звуковой комплекс мог обозначать, например, и предмет, на который указывала рука, и саму руку, и действие, производимое с этим предметом. Прошло немало времени, прежде чем звуки языка довольно сильно отдалились от практических действий и возникли первые подлинные слова, Первоначально, очевидно, эти слова обозначали предметы, и лишь значительно позже появились слова, обозначающие действия и качества.

В дальнейшем язык стал постепенно отдаляться от практической деятельности. Значения слов становились все более абстрактными, и язык все больше выступал не только в качестве средства общения, но и как средство человеческого мышления. При своем зарождении речь и общественно-трудовая деятельность составляли единый комплекс, и его разделение коренным образом повлияло на развитие человеческого сознания. К. Фабри писал: «То, что мышление, речь и общественно-трудовая деятельность составляют в своем зарождении и развитии единый комплекс, что при этом мышление человека могло развиваться лишь в единстве с общественным сознанием, и составляет основное качественное отличие человеческого мышления от мыш – ления у животных. Деятельность животных и в высших ее формах всецело подчиняется естественным связям и отношениям между предметными компонентами окружающей среды. Деятельность же человека, выросшая из деятельности животных, претерпела коренные качественные изменения и подчиняется уже не столько природным, сколько общественным связям и отношениям. Это общественно-трудовое содержание и отражают слова, понятия человеческой речи».[37]

Даже у высших животных психика способна отражать лишь пространственно-временные связи и отношения между предметными компонентами среды, но не глубокие причинно-следственные связи. Совсем на другом уровне находится психика человека. Она способна прямо или косвенно отражать общественные связи и отношения, деятельность других людей, ее результаты – именно это позволило человеку постигнуть даже недоступные наблюдению причинно-следственные связи. В результате стало возможным отражение в мозгу человека предметной действительности вне непосредственного отношения к ней субъекта, т. е. в сознании человека образ действительности уже не сливается с переживанием субъекта, а отражаются объективные, устойчивые свойства этой действительности.

Большинство крупных психологов склоняется к мысли, что развитие человеческого мышления до его нынешнего уровня было бы невозможно без языка. Любое абстрактное мышление – это мышление языковое, словесное. Человеческое познание предполагает преемственность приобретаемых познаний, способы их фиксации, осуществляемые с помощью слов. Животные лишены возможности как словесного общения, так и словесной фиксации приобретаемых познаний и их передачи потомству с помощью языка. Этим, во-первых, определяется предел мышления и коммуникативных возможностей животных, а во-вторых, характеризуется биологическая, чисто приспособительная роль их общения. Для общения животных слова не нужны, они прекрасно могут обходиться и без них, проживая в узком кругу, ограниченном биологическими потребностями и мотивациями. Общение же человека без слов, которые являются высшими, абстрагируемыми от вещей идеальными объектами мышления, невозможно.

Таким образом, между интеллектом животного и сознанием человека проходит четко выраженная грань, тем самым эта грань проходит и между животным и человеком вообще. Переход через нее стал возможен только в результате активного, в корне иного воздействия на природу при осуществлении трудовой деятельности. Эта деятельность, совершаемая с

[37] Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.

помощью орудий труда, опосредовала отношения ее исполнителя к природе, что послужило важнейшей предпосылкой для преобразования досознательной психики в сознание.

Первые элементы опосредованного отношения к природе можно проследить еще в манипуляционных действиях обезьян, особенно при компенсаторном манипулировании и в орудийных действиях, а также при демонстрационном манипулировании. Но, как было рассмотрено выше, у современных обезьян даже высшие манипуляционные действия служат другим причинам и не способны в дальнейшем развиться в сложную трудовую деятельность. Подлинные орудийные действия, которые имели место у предков современного человека, ситуационно обусловлены, поэтому их познавательная ценность предельно ограничена конкретным, чисто приспособительным значением этих действий. Свое развитие эти орудийные действия получили только после *слияния компенсаторного манипулирования с орудийными действиями,* когда внимание переключается на обрабатываемый объект (будущее орудие), что и происходит при трудовой деятельности. Именно такое опосредованное отношение к природе позволило человеку вскрыть недоступные непосредственному наблюдению существенные внутренние взаимозависимости и закономерности природы.

Следующим важным этапом развития человеческого сознания было формирование *общественной трудовой деятельности.* При этом возникла необходимость общения друг с другом, которое приводило к согласованности совместных трудовых операций. Таким образом, одновременно с сознанием в процессе трудовой деятельности формировалась и членораздельная речь.

Несмотря на то что историческое развитие человечества коренным образом отличается от общих закономерностей биологической эволюции, что неоднократно подчеркивали в своих трудах психологи, именно биологическая эволюция животных создала биологическую основу и предпосылки для небывалого в истории органического мира перехода на совершенно новый уровень развития. В этом можно убедиться, внимательно рассмотрев все этапы развития психической деятельности животных. Без развития простейших инстинктов, их длительного совершенствования в результате эволюции, без низших ступеней развития психики было бы невозможно и возникновение человеческого сознания.

Тема 8
Этология

8.1. Этология как одно из направлений изучения психики животных

Этология (от греческих слов этос – характер, нрав и логос – учение) – наука, изучающая биологические основы поведения животного, а также его значение в процессе онтогенеза и филогенеза для приспособления к среде обитания.

Предметом этологии являются непосредственные акты внешней активности – законченные, координированные действия животных, связанные некоей целесообразностью. Этологов интересуют воплощенные формы поведения животных, в отличие от зоопсихологов они избегают обращения к психике.

Этологические исследования основываются прежде всего на наблюдении за поведением животных в естественных условиях среды (т. е. в так называемой «дикой природе»), а также в ходе различных экспериментов и опытов в лабораторных условиях. Результаты таких наблюдений позволяют составить так называемые *«этограммы».* Сравнение этограмм животных, относящихся к разным видам, позволяет приблизиться к пониманию эволюции их поведения. Другая важная проблема – выявление значимости поведения животного для процесса его приспособления к условиям обитания.

Первые работы по изучению поведенческих реакций животных относятся к XVIII в.,

когда **Д. Уайт** и **Ш.Ж. Леруа** впервые применили научный подход к изучению поведения животных. Основоположником изучения поведения животных является **Ч. Дарвин.** Своей теорией естественного отбора он заложил основу эволюционной точки зрения на поведение животных. Кроме того, Дарвин провел многочисленные наблюдения за поведением животных, доказывающие эволюционное единство человека как биологического вида с другими животными. Он впервые сформулировал представление об инстинкте, которое было с успехом использовано в классической этологии. Деятельность Дарвина по изучению поведению животных продолжил его последователь **Г. Романее.** Его работа «Умственные способности животных» (1882) была первой попыткой обобщить данные по сравнительной психологии. Романее, однако, не всегда критично оценивал факты, в частности приписывал животным разум и такие чувства, как ревность. Его результаты были опровергнуты работой **К. Моргана** «Введение в сравнительную психологию», что привело в дальнейшем к более тщательному контролю над проведением экспериментов и строгой оценке результатов.

Становление этологии как самостоятельной науки относится к 1930-м гг. XX в. Ее возникновение связано с работами австрийского ученого **К. Лоренца** и голландского ученого **Н. Тинбергена.** Вместе со своим учителем **О. Хейнротом** они основали «объективистскую» школу. Их исследования основывались на проведении наблюдений в естественных условиях. Изучались в основном высшие позвоночные, в меньшей степени— беспозвоночные. Ученые этой школы сформулировали представление о релизерах (см. 2.3, с. 34), об их значении в поведенческих актах. На основе этих представлений была разработана теория поведения. Лоренц и Тинберген уделяли особое внимание изучению внутренних механизмов поведенческих актов, чем установили связь между этологией и физиологией. Исследования Лоренца и Тинбергена были подготовлены работами американских ученых **Уитмена** и **Крейга** и немецкого ученого **О. Хейнрота.**

Лоренц и Тинберген подчеркивали особую важность исследования поведения животных в естественных условиях. Они пытались соединить функциональное (эволюционное) и механизменное (причинное) понимание поведения. При этом научный подход Лоренца отличался философской направленностью.

Наряду с Лоренцом и Тинбергеном одним из основателей этологии как самостоятельной науки считается немецкий ученый **К. Фриш.** Его исследования имеют в своей основе тщательные наблюдения за поведением животных и отличаются тонким пониманием биологических функций живых организмов. Основным вопросом научных исследований Фриша было выяснение способов получения животными сведений об окружающей среде. Его научные интересы были связаны с изучением поведения медоносных пчел и рыб. Самым значительным вкладом Фриша в развитие этологии стал его труд о коммуникации медоносных пчел.

В 1973 г. К. Лоренцу, Н. Тинбергену и К. Фришу была присуждена Нобелевская премия по медицине.

Современные этологи при изучении поведения животных руководствуются четырьмя вопросами, которые сформулировал Н. Тинберген в статье «Задачи и методы этологии» (1963).

1. Каковы причины совершения животным того или иного поведенческого акта?
2. Как происходит становление поведенческого акта в процессе индивидуального развития особи?
3. В чем значение этого поведенческого акта для выживания особи?
4. Как проходило эволюционное становление этого поведенческого акта?

В целом можно отметить, что этология как наука о поведении животных предполагает определенный круг проблем, которые должны быть решены при изучении каждого конкретного поведенческого акта. Целью таких исследований должна быть не простая фиксация поведенческих форм, а выявление взаимосвязей между ними и событиями в организме и вне его. Эти события предваряют данный поведенческий акт, сопровождают его или следуют за ним.

Прежде всего при изучении поведения животных чрезвычайно важно провести так называемый *«причинный анализ».* Суть такого анализа сводится к выяснению взаимосвязей между изучаемыми поведенческими реакциями и теми событиями, которые предшествовали им во времени. При этом временные связи между этими двумя последовательными событиями могут быть сложны и многообразны, лишь иногда ограничиваясь схемой «причина – следствие».

Причинный анализ поведения сложен и всегда состоит из нескольких этапов. *Предварительный* этап заключается в *определении места поведенческого акта в этологической классификации.* После того как это место определено, необходимо установить собственно связи между условиями, которые предваряли поведенческий акт, и самим актом. В ходе такого анализа могут быть получены определенные *причинные факторы.* В качестве таких факторов могут выступать реальные факторы среды, переменные, которые связывают эти факторы с конкретным поведенческим актом, или взаимозависимости самих поведенческих актов. Примером может служить изучение демонстрационных поз у птицы. Если эти позы сочетаются с ударами и нападением на другую особь того же вида, то эти поведенческие акты следует отнести к агрессивному поведению. Если же подобная реакция возникает у птицы при рас – сматривании своего отражения в зеркале, становится понятным, что причиной поведенческих актов являются определенные зрительные стимулы, которые нужно выявлять в дальнейших исследованиях. Может быть установлена и зависимость данной поведенческой реакции от определенного времени года или времени суток. В этом случае следует обратить внимание на установление внутренних факторов поведения. Однако на современном этапе развития науки, и этологии в частности, такое описательное изучение поведенческих актов не всегда достаточно. Оптимальным будет анализ, проведенный на всех структурных уровнях организма. Необходимо не только наблюдать за поведением, но и отмечать функционированиевданныймоментрецепторов, эффекторови самой нервной системы. Такие возможности предоставляют физиология высшей нервной деятельности, сравнительная психология и другие науки, тесно контактирующие с этологией.

Другой круг проблем этологии связан с *анализом причин поведения.* При этом обращается внимание на онтогенетический аспект становления поведенческого акта, отмечается влияние, оказываемое на его формирование изменениями окружающей среды. Из этих вопросов возникает и третий круг проблем этологии – *выявление следствий поведенческих актов.* Такие следствия могут проявляться как через краткий временной промежуток, так и по прошествии длительного периода времени. Так, непосредственные следствия могут проявляться через изменения в самом организме. В этом случае данная поведенческая реакция может повториться и в последующее время. Кроме того, эффект поведенческого акта может быть и отдаленным. Например, формирование определенной поведенческой реакции у молодого животного может оказать в отдаленном будущем существенное влияние на его участие в процессе размножения. Так, особи с «неправильным» половым запечатлением зачастую не могут найти полового партнера и, следовательно, «выпадают» из процесса размножения. Индивидуальные различия особей в поведенческих реакциях открывают широкие возможности для естественного отбора.

8.2. Этология на современном этапе развития

В современном понимании этология – наука о поведении животных. Все этологи едины во взглядах на то, какой круг проблем должна охватывать эта наука. Считается, что все многообразие этологических проблем можно свести к четырем основным вопросам, которые определил еще Н. Тинберген. Однако если по самим вопросам среди этологов наблюдается единство, то по поводу конкретных способов нахождения ответов на эти вопросы разгораются оживленные дискуссии.

Так, по мнению ряда этологов, *к предмету* этологии можно отнести только те наблюдения за поведением животных, которые были произведены в естественной для них среде, т. е. в условиях дикой природы. Другие ученые признают право на существование особой отрасли этологии – *антропогенной этологии.* Эта сфера включает в себя наблюдения за животными, которые производятся не в естественных условиях, а в местах жизнедеятельности человека.

Следующей точкой зрения на предмет этологии и способы добывания знаний в рамках этой науки является *экспериментальная зоопсихология.* В ее арсенал входят такие методы, как моделирование разнообразных поведенческих ситуаций, которые не встречаются в естественных условиях обитания данного животного, лабораторные исследования и опыты. Очень важны при этом контроль за полученными результатами и их статистическая обработка. Приверженцы классического направления этологии не признают экспериментальную зоопсихологию как часть этологии.

Согласно четвертой точке зрения зоопсихология – целостная наука, которая включает в себя этологию (наблюдение за животными в естественных условиях), экспериментальную психологию (эксперименты по моделированию различных поведенческих ситуаций), а также физиологию (морфологические и функциональные исследования мозга). При этом ни в коем случае нельзя рассматривать все эти отрасли зоопсихологии как отдельные, тем более противопоставляемые друг другу части. Они взаимно дополняют сведения, предоставленные другой отраслью. Например, данные этологии очень важно рассматривать в комплексе с наблюдениями, полученными физиологией. Это поможет проследить не только за самим поведенческим актом, но и выявить его причины, механизмы, которые лежат в его основе, упорядочить и систематизировать факты, сделать результаты наблюдений более наглядными.

Этология на современном этапе развития включает множество гипотез и теорий. В последнее время интенсивно развиваются *коммуникативные* и *социобиологические* концепции в этологии. *Социобиология* как наука нередко противопоставляется самой этологии. Сторонники таких представлений считают, что в круг проблем этологии входит исследование только биологических аспектов поведенческих реакций животных, тогда как социобиология изучает проблемы социальных связей животных и поведенческой этологии. В данном случае этология исключительно теоретична, «созерцательна», это своеобразная система философских концепций, носящая объяснительный характер. Социобиология же рассматривается как «вычислительное» направление, связанное с анализом поведенческих реакций на уровне механизмов, это более точная наука, чем этология. Однако социобиология не может быть противопоставлена этологии, потому что при изучении ряда поведенческих форм трудно бывает разделить поведение на «этологические» и «социобиологические» моменты.

Некоторые авторы в связи с этим выделяют так называемую «нелингвистическую» гипотезу поведения. Эта гипотеза основана на представлении об эквивалентности способов реагирования животных на различные раздражители. В данном случае одинаковый характер реакции будет служить способом установки социальных связей. При этом вводится понятие формирования эквивалентного класса—реагирования на различающиеся стимулы одинаковым образом (предполагается, что эти стимулы принадлежат к одному классу. При этом происходит своеобразное объединение сенсорных ключей, которые служат для индивидуального узнавания особей и ситуаций. Такая эквивалентность стимулов поможет описать формирование абстрактных представлений у животных, таких как одинаковость, симметрия, переходность или эквивалентность. Абстрактные представления могут быть использованы животными в разнообразных социальных и коммуникативных взаимоотношениях, например при сигналах опасности, соперничестве за территорию, иерархических связях в группах, родственных или дружеских взаимодействиях. Опыт, накопленный этологией на современном этапе развития, предполагает возможность формирования у животных абстрактных образов на основе обобщения свойств разных

объектов. Однако достоверных данных по этому вопросу еще недостаточно.

В современной этологии широко распространен *сравнительный подход* к изучению поведенческих реакций животных. Чаще всего рассматривают межвидовые различия форм поведения. Накопленный к настоящему времени обширный материал по поведению животных, относящихся к различным систематическим группам, уточняется, обрабатывается статистически. Сравнительный подход позволяет выявить такие типы и формы поведения, которые являются общими для представителей разных систематических групп, определять различия в их поведении, т. е. выделять *независимые поведенческие переменные.* Кроме того, на основе сравнительного анализа могут быть выдвинуты, уточнены и проверены гипотезы эволюционного становления поведенческих форм.

Сравнительный подход имеет и свои особенности, которые необходимо учитывать при его применении. Прежде всего большие сложности представляет само выделение данных о поведении животных разного уровня исторического развития. Некоторые способности животных, стоящих на высоком уровне эволюционного развития, могут выглядеть простыми по сравнению с аналогичными свойствами более примитивных животных. Кроме того, чрезвычайно важно обращать особое внимание на внутривидовую изменчивость поведения животных одного вида. Уровень развития какой-либо формы поведения у особи одного эволюционного уровня может превосходить развитие этой же способности у конкретной особи более высокого уровня.

Следует учитывать и тот факт, что сходство в поведении животных, относящихся к разным видам, может быть связано с возникновением параллельной эволюционной адаптации и основываться на совершенно разных причинах. Именно поэтому, для того чтобы проводить глубокий анализ сходства и различия в поведенческих формах, нужно начинать с исследования поведенческих актов близкородственных видов, а затем уже переходить к более далеким видам. При этом основными методами будут служить *обобщение* и *сравнение.*

В качестве примера проблем сравнительной этологии можно рассмотреть проблему установления иерархического статуса животных по степени развития их интеллектуальных способностей. В этом случае трудность заключается прежде всего в поиске способов адекватной *оценки возможностей интеллекта животного.* Классификации, построенные на приблизительной оценке, без разработки специальных способов оценки могут быть ошибочными и субъективными. Однако разработан целый ряд экспериментальных методов оценки умственных способностей животных, например определение уровня развития интеллекта при решении экспериментально поставленных задач на научение. Животному предлагается решить какую-либо задачу на научение, при этом ученые определяют различия в мыслительной деятельности животных, в стратегии принятия решения. Важно учитывать и особенности обитания животных в естественных условиях, и поведенческие навыки, которыми обладает особь. При этом за счет решения дополнительных задач на выбор общего правила из набора разнообразных стимулов можно на порядок повысить точность экспериментальных выводов. В качестве примера применения такого подхода к оценке интеллектуальных способностей животных разных видов можно привести результаты экспериментов на птицах – воронах и голубях. В результате опытов было выявлено, что если голуби при решении задач запоминают решение, то вороны способны обучиться общему правилу решения. Таким образом, согласно данному подходу к оценке, вороны превосходят голубей по умственным способностям.

Еще одна проблема сравнительной этологии – подбор таких задач для животных, которые были бы адекватны для многих видов, а кроме того, были бы сравнимы между собой.

Современная теоретическая этология уделяет большое внимание проблеме исследования когнитивных способностей животных. *Когнитивный подход* позволяет интерпретировать конкретные поведенческие акты и способствует созданию новых теорий поведения. В рамках такого подхода происходит интеграция результатов социологического,

психологического, кибернетического, лингвистического и философского исследований мышления. В целом когнитивный подход полностью разработан в рамках психологии человека, однако он может примененяться и для изучения поведения животных, т. е. в этологии. Однако в этом случае возникает ряд проблем.

Анализ поведения животного с позиции какой-либо модели познавательного процесса очень сложен. Так, чрезвычайно трудно корректно доказать использование животным дедукции или индукции как методов рассуждения при решении задачи. Доказательство аналогичного метода рассуждения проще, однако при этом модель познавательного процесса неизбежно упрощается. Применение семантических и синтаксических моделей еще более нереально, потому что они очень далеки от форм контактов животных. В качестве основы когнитивного подхода в этологии может быть использовано представление о мышлении как о манипулировании моделями внешней среды.

Когнитивный подход предусматривает изучение онтогенетического аспекта научения у животных. Введено представление о *механизме когнитивного развития.* Это разнообразные психические процессы, которые улучшают способность развивающегося организма к переработке информации. Выделено несколько типов таких механизмов когнитивного развития. Все они проявляются в познавательной активности как животных, так и человека. По мнению психологов, в основе когнитивного развития лежат такие нейронные механизмы, как ассоциативное соревнование, кодирование, аналогии и выбор стратегии поведения. Однако для животных существование таких механизмов окончательно не доказано.

Для этологии большое значение имеет теория, согласно которой постоянной характеристикой любого нейронного механизма является конкурентное взаимодействие между психологическими и физиологическими процессами, которые происходят в организме животного. Такое взаимодействие позволяет поведению быть изменчивым, способным адаптироваться к изменяющимся условиям среды. Кроме того, благодаря конкуренции этих процессов в организме происходит постоянный отбор наиболее эффективных механизмов когнитивного научения в условиях данной среды.

В современной этологии есть три основные концепции, каждая из которых имеет своих сторонников. Самой популярной из них является *концепция бихевиоризма.* Теоретической базой бихевиоризма является научный позитивизм, при этом поведение животных в рамках бихевиористской концепции изучается с помощью объективных методов. Научные эксперименты строятся на основе научного позитивизма, соответствующим образом выстраиваются также и объяснения поведенческих актов. В объяснения вносятся внутренние переменные, с помощью которых устанавливается связь между реакцией и вызывающим ее стимулом.

Второй тенденцией, распространенной в современной этологии, является *функционализм.* Функционализм предполагает изучение активности и строения организма с биологической, а также с филогенетической точки зрения. При этом считается, что для предсказания поведения животного вполне достаточно знаний о его строении. Поведение рассматривается как адаптивное по своей природе, в течение жизни особи структуры и функции могут изменяться.

Третьей концепцией, которая противоположна первым двум, является *когнитивная психология.* Она изучает многообразные процессы переработки информации, при этом допускается внутренняя обработка внешней информации. Методы демонстрации структур сознания, которые использует когнитивная психология, часто не принимаются этологами, так как эти методы скорее применимы к исследованиям и описанию поведения человека.

Все эти тенденции взаимно дополняют друг друга, они не имеют принципиальных различий, а затрагивают лишь методологические приемы описания.

Материальным субстратом этологии являются данные функциональной анатомии, физиологии, эндокринологии и других разделов естественных наук. Все эти данные чрезвычайно важны для анализа и прогнозирования множества форм поведения животных и человека. Этология на современном этапе развития имеет *нейробиологическую основу.*

Изучение нервной системы чрезвычайно важно для объяснения результатов наблюдений за животными в естественных или экспериментальных условиях. Между поведением животного и развитием его нервной системы прослеживается прямая зависимость. Чем выше животное по уровню развития, тем сложнее способы его взаимодействия с внешним миром и тем сложнее устроена его нервная система.

Нейробиология включает в себя много биологических дисциплин: физиологию и психологию человека и животных, эмбриологию, анатомию, генетику, молекулярную биологию, цитологию, биофизику и биохимию. Нейробиология рассматривает вопрос об управлении нервной системой всех процессов жизнедеятельности животного. В нее входят молекулярная нейробиология, нейрохимия, нейрогенетика и нейроэмбриология. Все эти отрасли нейробиологии собирают информацию о механизмах и месте хранения информации в нервной системе, ее происхождении и свойствах.

Современная этология тесно сотрудничает с такими биологическими отраслями, как физиология высшей нервной деятельности, биохимия и биофизика. Эти науки дополняют этологию знаниями о том, по каким законам работает нервная система во время выполнения поведенческих актов, какие закономерности лежат в их основе. Часто в тесном сотрудничестве с этологией и нейробиологией находятся эволюционная морфология и антропология. Антропология позволяет рассмотреть эволюционное развитие мозга человека, а эволюционная морфология предполагает исследование эволюционного развития и становления нервной системы животных, начиная от простейших и заканчивая человеком.

Границы нейробиологии нечетки, однако можно точно определить общий материальный субстрат всех отраслей знаний, которые входят в ее состав. Этим субстратом является функциональная морфология нервной системы. При изучении любых процессов молекулярного, биохимического или физиологического уровня важно в качестве структурной основы обращать внимание на организацию центральной и периферической нервной системы на всех уровнях ее организации: анатомическом, гистологическом и цитологическом. Однако не следует забывать и о том, что если при изучении поведенческих актов животных не рассматривать строение нервной системы вообще, то причины этих поведенческих форм останутся необъясненными. Таким образом, нейробиология является не только основой современной этологии, но и самостоятельным предметом.

Литература

Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980.

Вагнер В.А. Биологические основания сравнительной психологии. Т. 1, 2. Спб.; М., 1910–1913.

Вагнер В.А. Психология животных. 2-е изд. М., 1902.

Войтонис Н.Ю. Предыстория интеллекта. М.; Л., 1949.

Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека и животных. Т. 5. М., 1953.

Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.

Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М., 1981.

Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности: эволюционные и физиологические аспекты поведения. М., 1986.

Ладыгина-Котс Н.Н. Исследование познавательных способностей шимпанзе. М., 1923.

Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). М., 1959.

Ладыгина-Котс Н.Н. Предпосылки человеческого мышления. М., 1965.

Ладыгина-Котс Н.Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. М., 1959.

Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. 3-е изд. М., 1972.

Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М., 1970.

Лоренц К. Человек находит друга. М., 1971.
Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.
Нестурх М.Ф. Приматология и антропогенез. М., 1960.
Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.
Панов Е.Н. Знаки, символы, языки. 1983.
Понугаева А.Г. Импринтинг (запечатлевание). Л., 1973.
Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л., 1956.
Рубинштейн С.Л. Основы общей психологии: В 2 т. М., 1989.
Рулье К.Ф. Избранные биологичесьсие произведения. М., 1954.
Северцов А.Н. Эволюция и психика. М., 1922.
Слоним. А.Д. Инстинкт. Л., 1967.
Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М., 1975.
Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969.
Тих Н.А. Предыстория общества. Л., 1970.
Фабр Ж.-А. Жизнь насекомых. М., 1963.
Фабри К.Э. Игра у животных. М., 1985.
Фабри К.Э. Орудийные действия животных. М., 1980.
Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1992.
Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.
Фриш К. Из жизни пчел. М., 1966.
Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975.
Хейнрот О. Из жизни птиц. М., 1947.
Шовен Р. Поведение животных. М., 1973.